ИЗВЕСТИЯ
АКАДЕМИИ НАУК СССР

СЕРИЯ БИОЛОГИЧЕСКАЯ

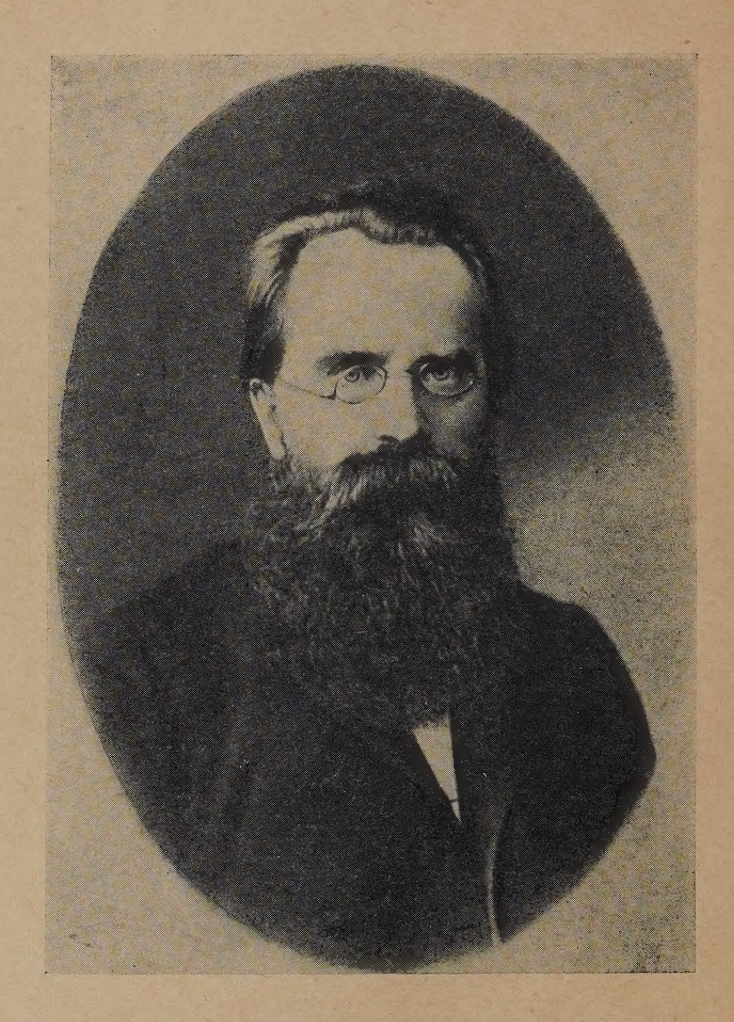
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS

SÉRIE BIOLOGIQUE

№ 6

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР

Москва ★ 1940 ★ Moscou



АЛЕКСАНДР ОНУФРИЕВИЧ
КОВАЛЕВСКИЙ
(7/XI 1840—9/XI 1901)

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1940
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS
Отд. биол. наук Classe des sciences biologiques

П. П. ИВАНОВ

А. О. КОВАЛЕВСКИЙ И ЗНАЧЕНИЕ ЕГО ЭМБРИОЛОГИЧЕСКИХ РАБОТ

(*Представлено академиком* **И. И. Шмальгаузеном**)

В нашем представлении имя А. О. Ковалевского настолько глубоко вошло в учение об эмбриональном развитии, что трудно быть уверенным в том, что удастся дать исчерпывающую оценку его значения как для эмбриологии современной ему эпохи, так и для новейшей эмбриологии.

А. О. Ковалевский скончался в 1901 г., но период его эмбриологических исследований закончился несколько раньше (1889 г.). И несмотря на то, что в молодой и быстро развивающейся отрасли науки срок в 50 лет может считаться очень большим, составляющим почти половину времени существования эмбриологии как науки, открытия Ковалевского неизменно сохраняют свою значительность и интерес. Постараемся отыскать объяснение этой прочности достижений Ковалевского.

А. О. Ковалевский впервые выступил как эмбриолог в 1865 г. со своей магистерской диссертацией по развитию ланцетника и затем в течение следующих 25 лет почти ежегодно публиковал по нескольку эмбриологических работ, неутомимо переходя от одной группы животных к другой. Появление первых его эмбриологических работ совпадает с самым началом периода усиленных исследований по эмбриологии различных животных; с тех пор в отношении каждой группы появились довольно многочисленные труды, среди которых работа Ковалевского, казалось бы, должна сделаться или устаревшей или не более, чем одной из многих, посвященных этой группе. Однако такое предположение ошибочно, так как по каждой из исследованных Ковалевским групп работа его содержит весь основной материал по ее развитию, описываемому им с исключительной точностью, и последующие авторы в большинстве случаев только дополняли, детализировали или модернизировали эти основные данные. Кроме того, Ковалевскому был присущ исключительный дар наблюдателя — подмечать трудно уловимые черты в особенностях зародыша и находить в них нить, приводившую к новым открытиям важного общего значения. В его работах были выяснены наиболее сложные и трудные моменты в истории развития данной группы животных. Наконец, работы А. О. Ковалевского выделяются в особенности тем, что все они являются первыми обстоятельными исследованиями по отдельным группам беспозвоночных, а по некоторым из этих групп вообще первыми, появившимися в литературе.

Если сравнить сведения о развитии той или иной группы животных до работы над ней Ковалевского с тем, что дали его исследования, поражаешься, какой большой шаг вперед сделала эмбриология благодаря его работам.

По изучению истории развития Anthozoa, Echiurida, Phoronis, Endoprocta и Amphioxus Ковалевский вообще был пионером, — до него развитие этих животных совсем не было изучено; по Ctenophora до него имелись очень недостаточные и отчасти весьма сомнительные данные Земпера и Алльмана. По развитию Sagitta до его работ существовало только очень неполное описание Гегенбаура и ошибочная заметка Дарвина. По развитию Dentalium работе Ковалевского пред-

шествовала только работа Ляказ-Дютье, которую Ковалевский ценил очень высоко, хотя в его собственной работе имеется несравненно больше точных и доныне сохранивших свое значение данных, чем у французского автора. По развитию Chiton имелась только работа Ловена, касавшаяся по преимуществу внешней формы личинки, тогда как Ковалевский исследовал и дробление, и гаструляцию, и внутреннее строение личинки, а также характер ее метаморфоза в моллюска. По Pyrosoma имелось только очень незаконченное исследование Гексли, и по развитию голотурий работы Крона и И. Мюллера, данные которых были очень существенно дополнены и отчасти изменены работой Ковалевского. Несколько больше предшественников имел Ковалевский в изучении развития Brachiopoda — Ф. Мюллер, Морзе, Ляказ-Дютье, каждый из которых дал новые факты по эмбриологии этой интересной группы. Но полную картину индивидуального развития, сопровождающегося чрезвычайно своеобразными особенностями, дал только Ковалевский. По исследованию развития асцидий у Ковалевского были также предшественники в лице Мильн-Эдвардса, ван-Бенедена, Кölликера и Крона, но выяснение тех исключительно интересных стадий, которые являются у них общими с позвоночными и ланцетником и изменили наши представления о характере строения и развитии позвоночных, всецело является заслугой Ковалевского. Сравнительно много предшественников было у Ковалевского и в его исследовании развития насекомых, например, Лейкарт и русские исследователи Ганин и А. Брандт, но до настоящего времени целиком сохранило свое значение и достоверность то последовательное описание, которое было сделано Ковалевским.

Мы уже отметили, что исследования Ковалевского отличались необыкновенной точностью, и в своих работах он всегда добивался возможности дать ясную и последовательную картину эмбриональных процессов у данного животного. В этом стремлении возможно полнее изучить эмбриологический объект ему помогал и другой очень редкий талант биолога — не только добыть нужный ему для данной работы эмбриологический материал, но и заставить самок откладывать в аквариумах икру, а яйца так умело воспитывать, что они развивались до конечных стадий. Конечно, в этот талант входила и тонкая наблюдательность, и изобретательность в приемах воспитания, и большой труд по уходу за развивающимися яйцами, особенно по выходе из яйца личинок, когда зародыш переходил с эмбрионального пищевого режима на самостоятельный личиночный. У эмбриологов-сверстников Ковалевского этот талант вызывал удивление и даже зависть, а более молодым послужил поучительным образцом, так как только после работ Ковалевского эмбриологи стали обращать серьезное внимание и на эту сторону эмбриологической работы. Самому же А. О. Ковалевскому этот талант дал возможность вести свои исследования по любимому им и весьма плодотворному методу сравнительного изучения развития нескольких, иногда даже многих представителей данной группы животных. Так, развитие Ctenophora Ковалевский исследовал на родах: Eucharis, Eschscholtzia, Cestum, Pleurobranchia, Cydippe и Beroë; развитие Brachiopoda на Argiope, Thecidium, Terebratula и Terebratulina; развитие Oligochaeta на Euaxes (Rhynchelnis) и Lumbricus, а развитие насекомых на Hydrophilus, Lytta, Donacia, Rhynchites, Smerinthus populi, Gastropacha pini, Pterophorus, Apis, Musca и Lucilia. Из них наиболее трудными для добывания материала являются яйца Brachiopoda, в поисках которых Ковалевский побывал во многих местах северного и южного побережья Средиземного моря, и тем не менее им исследовано развитие 4 видов, а с тех пор до настоящего времени появились исследования только по двум видам — Terebratulina и Lingula.

При этом, как каждому эмбриологу известно, постановка любого эмбриологического вопроса возможна только при наличии этого, однако, не всегда доступного материала. Ковалевский же был одним из тех очень немногих исследователей, которые для поставленной ими себе задачи умеют находить требуемый материал, конечно, не только благодаря тому таланту, о котором говорилось выше, но и потому, что исследователь не жалеет ни сил, ни времени для получения нужного объекта.

В новых работах по тем объектам, над которыми работал Ковалевский, имя Ковалевского, далеко не всегда упоминается, хотя наблюдаемые авторами данные вполне подтверждают наблюдения, сделанные Ковалевским несколько десятков лет назад. Это объясняется тем, что добытые Ковалевским фактические данные стали во многих случаях общепринятой основой наших знаний в этой области. Имя автора редко приводится тогда, когда его наблюдения и выводы имеют широкое значение и получили всеобщую известность и бесспорное признание. Как таковые они прочно входят в науку. Так, например, говоря об естественном отборе, мы далеко не всегда упоминаем хорошо всем известное имя автора этого учения. Такое же положение в науке приобрели и многие из выводов А. О. Ковалевского.

Все указанные ценные и редкие качества Ковалевского как исследователя и присущая ему манера вести работу позволили ему добыть важнейшие фактические данные, послужившие основой для тех широких достижений и открытий общебиологического порядка, которые быстро выдвинули его в первые ряды среди эмбриологов и сделали его имя известным биологам всех стран. Своими работами А. О. Ковалевский дал обширный и ценнейший ряд доказательств в пользу эволюционной теории, притом из той области биологии, от которой наравне с палеонтологией и сравнительной анатомией зависело решающее слово в учении об эволюции и в признании его истинности.

Насколько ожидалось и важно было это слово, видно из того, как широко были использованы данные Ковалевского по развитию животных непосредственно после их опубликования теоретиками эволюционной теории Геккелем и Гексли, а также из того, с каким вниманием относился к данным обоих братьев Ковалевских сам Дарвин. Это и понятно, так как работы А. О. Ковалевского, начиная с первой его статьи о развитии ланцетника, представляли собой первые исследования по эмбриологии, сделанные с необыкновенной тщательностью на прекрасно собранном и талантливо обработанном материале, так что их свидетельство в пользу эволюционной теории имело, конечно, очень большой вес.

Исследования Ковалевского по истории развития с наибольшей ясностью показали, как много может дать эмбриология для эволюционного учения и для дальнейших работ в этом направлении. Открытие им особенностей развития, общих для асцидий и ланцетника и в то же время общих и для всех позвоночных, сделало необходимым выделить всю эту группу в особый тип Chordata, и тем самым был положен конец общепринятому прежде делению животных на позвоночных и беспозвоночных, которые противопоставлялись друг другу по их организации. Chordata сделались типом, равноценным каждому из других типов, например, Arthropoda или Mollusca, а с этим изменилось отношение исследователей к этим типам беспозвоночных и представление об их филогенетических взаимоотношениях.

Если не такое широкое, то все же чрезвычайно важное значение для понимания родственных соотношений отдельных, часто загадочных в этом смысле групп животных имели данные Ковалевского о развитии Brachiopoda, Arthropoda, Vermes и Mollusca, а также и о Coelenterata, т. е. о родственных соотношениях представителей всех главнейших типов животных. Его исследования показали существование общих черт в раннем органогенезе кольчатых червей и членистоногих и общие типичные черты в раннем развитии различных моллюсков, а также подтвердили эмбриологическими фактами предположение Стенструпа, что Brachiopoda ничего не имеют общего с двустворчатыми моллюсками и скорее приближаются по характеру развития к червям, именно к тем из них, которые подобно Sagitta имеют мало метамер и в настоящее время известны под именем олигомерных червей.

Заслуживает особенного внимания та характерная черта работ Ковалевского, что при всем том, что он дал в них для эволюционного учения, сам он в них об эволюции говорит очень мало, в лучшем случае подчеркивает черты сходства между отдельными группами, совершенно воздерживается от каких-либо филогенетических построений и не идет дальше попыток выяснить степень род-

ства с той или другой группой на основании сопоставлений эмбриональных и отчасти анатомических признаков. Но и этим попыткам в его статьях отведено очень мало места, и только в более поздних своих работах по эмбриологии, именно о развитии Brachiopoda и о развитии Chiton и Dentalium он говорит о родстве несколько больше. Еще реже встречаются в его статьях высказывания по общим вопросам эволюции. Можно привести, пожалуй, только одну из его первых статей о развитии Amphioxus, где он возражает Кёлликеру по поводу мнения последнего о том, что изменение видов основано не на постоянных изменениях взрослых форм, как думает Дарвин, а на изменениях зародыша во время развития яйца (теория гетерогенного развития), и поддерживает мнение Дарвина, предположения же Кölликера считает ошибочными.

Почти все те важные для эволюционного учения выводы, которые были сделаны на основании открытий А. О. Ковалевского, были высказаны не им самим, а его современниками. Правда, весь ряд его работ по развитию ланцетника и асцидий неизбежно приводит именно к тем выводам о родстве всех представителей хордовых, которые были высказаны, тем более, что каждая из его работ по ланцетнику (1865, 1867, 1870 и 1877) сопровождалась произведенными им в те же годы исследованиями по развитию асцидий (1866, 1870, 1871, 1874) или позвоночных (осетра — 1867, акулы — 1870 и черепахи — 1870). У зародышей всех этих представителей им найдены характерные для Chordata признаки, т. е. хорда, нервная трубка, провизорный нервно-кишечный канал, сходно закладывающиеся жаберные щели и мезодерма, возникающая в виде выступов первичной кишки.

В конце прошлого и в начале нынешнего столетия, в эпоху расцвета морфологических теорий развития, у зоологов нередко возникал вопрос, почему Ковалевский, получив все нужные фактические данные, сам не делал филогенетических обобщений. Ближайший его товарищ по эмбриологическим изысканиям и интересам И. И. Мечников в своем некрологе (Вестник Европы, 1902) на основании бесед с самим Ковалевским дает этому весьма вероятное объяснение. Он говорит, что эти теории создавались главным образом учеными, которые сами мало работали над исследованием эмбрионального развития какого-либо определенного материала и мало имели дело с самим процессом развития, не углублялись в сущность этого процесса и обходили или игнорировали те трудности и препятствия для создания этой теории, которые останавливали Ковалевского, исследовавшего развитие представителей почти всех типов животных как на фиксированном, так и на живом яйце. Теоретик по преимуществу, Э. Геккель создал свою теорию гастрэи, главным образом, на основании появившихся до 1872 г. работ Ковалевского, но несомненно, что сам Ковалевский и не захотел бы выработать такую теорию, так как видел те затруднения, с которыми она сталкивалась при перенесении на конкретный объект — развивающееся яйцо. Для Геккеля определенный вывод или положение, высказанное Ковалевским, было нужной ему и постоянной частью некоторой схемы, тогда как в глазах Ковалевского это был комплекс определенных наблюдений над явлением в живом организме, меняющемся, как всякое биологическое явление. Такая разница в отношении к добытым фактам могла только увеличить у А. О. осторожность в выводах.

Другая причина сдержанности Ковалевского в высказываниях по вопросам эволюции более понятна теперь, чем в год его смерти и в период усиленного накопления фактов эволюционной эмбриологии. Достаточно вспомнить, что эмбриологические исследования Ковалевского по той или другой группе были в большинстве случаев первыми, позволявшими делать какие-либо эволюционные или филогенетические выводы. В настоящее время по каждой группе животных имеется уже достаточно большой материал, сопоставляя с которым новые факты, мы можем уже уверенно говорить и о родстве, и о происхождении этой группы. Ковалевский же был пионером в наших эмбриологических изысканиях и то, что он не считал возможным высказывать филогенетические выводы на основании только своих наблюдений, говорит только о его большой научной чуткости, искренности и осторожности в выводах.

В то же время мы отчасти со слов того же некролога И. И. Мечникова, отчасти по некоторым косвенным указаниям иного рода знаем, что А. О. Ковалевский был истинным эволюционистом и последователем Дарвина, и изучая эмбриологию и анатомию животных, несомненно, искал в них разрешения вопросов о родстве их с другими животными. Мы уже говорили о том значении, какое имели в этом отношении работы Ковалевского по развитию позвоночных и асцидий, производившиеся им одновременно с работой по развитию ланцетника. Связь его работ с эволюционным учением сказывалась именно в подборе тем для исследования на данный промежуток времени. Так, одновременно с ланцетником и асцидиями он производит разведочные исследования по анатомии Balanoglossus (1866) и по эмбриологии Bryozoa Endoprocta (1866), Phoronis (1867) и голотурий (1867), и мы знаем теперь, как близко Balanoglossus примыкает и к хордовым и к иглокожим. Такой же характер носит ряд его работ по моллюску Neomenia, стоящий в связи, с одной стороны, с его исследованиями по развитию различных червей, и в особенности аннелид и гефиреи Thalassema и, с другой стороны, с последующими работами по развитию Chiton polii. При изучении строения и развития вооруженных гефирей (Echiurida) он попутно открыл явление поразительного полового диморфизма у Bonellia. С развитием Oligochaeta, прослеженным им с замечательной точностью, стоит в связи предпринятый им уже в конце жизни ряд исследований по анатомии Acanthobdella, формы, весьма важной для выяснения филогении пиявок, анатомию которых он также начал исследовать в конце жизни. С работой о развитии Ctenophora (1866) и строении пищеварительного канала у планарий (1870), несомненно, стоит в связи открытие им уже в 1882 г. в Красном море Coeloplana metschnikovii.

Ковалевский искал в развитии и анатомии самых разнообразных животных указаний на родство преимущественно таких форм, положение которых и филогения представляли в большей или меньшей мере загадку. Останавливает на себе внимание та неутомимость и стремительность, с какими Ковалевский переходил от одной группы к другой в своих поисках, что в то же время не мешало его исследованиям носить характер коротко написанных, но солидных монографий с большим количеством совершенно новых фактов и с прекрасной общей проработкой материала. За те неполные 25 лет, в течение которых Ковалевский занимался эмбриологическими исследованиями, им было написано около 50 таких работ, касавшихся развития самых разнообразных животных. Это искание генетической связи между различными группами оставалось у А. О. Ковалевского до конца жизни, хотя последние двенадцать лет он занялся экспериментальными физиологическими исследованиями по фагоцитозу и выделению и не публиковал эмбриологических работ. Изучая развитие Chiton и других моллюсков, Ковалевский также делает попытку найти генетическое родство их с другими типами и по поводу возможности сближения моллюсков с аннелидами приходит к отрицанию такового на основании ряда отличий. Это было им высказано в 1883 г. В 1900 г., т. е. за год до его кончины, я имел удовольствие довольно часто видеть А. О. летом на созданной им Севастопольской биологической станции, куда приехал работать в качестве начинающего зоолога. В сентябре, когда все работавшие на станции разъехались и, кроме служащих станции, на ней остались только А. О. и я, А. О. однажды принес мне полихету Lysidice и так как никого не было из более солидных зоологов, с которыми он мог бы поделиться видимо волновавшими его сомнениями, обратился ко мне со словами: «А все-таки, посмотрите, как голова этого червя похожа на голову брюхоногого, чем это можно объяснить?». Очевидно А. О., в виду хорошо известных черт сходства в эмбриологии аннелид и моллюсков, часто возвращался к мысли о возможности сближения и родства между этими двумя так непохожими по своему конечному строению группами.

Существует еще причина, по которой А. О. Ковалевский так мало высказывался по вопросам эволюции, или, точнее говоря, высказывался только об одних проявлениях единства и сходства зачатков как между различными группами, так и в пределах одной группы животных. Дело в том, что А. О. Ковалевский в начале своей творческой деятельности еще не искал в истории развития дока-

зательств эволюции, хотя подобно всем русским деятелям 60-х годов был хорошо знаком и увлечен трактатом Дарвина. Во всяком случае, целью его эмбриологических работ было исследовать, как проявляются у различных животных те общие закономерности возникновения зачатков и организации зародыша, которые были установлены в 30-х годах прошлого столетия акад. К. Э. Бэром для позвоночных. В этом отношении он был чистым эмбриологом, прямым продолжателем Бэра и деятелем созданной в Академии Наук К. Вольфом, Пандером и Бэром новой тогда науки эмбриологии.

Одним из главных достижений Бэра было установление у зародыша позвоночных зародышевых листков как первичной основы образования позднее возникающих зачатков органов. Бэр обозначил два первичных зародышевых листка как анимальный и вегетативный, причем по Бэру анимальный разделяется затем на кожный слой, дающий покровы, нервную систему и органы чувств, и на мускульный слой, дающий мышцы и скелет; вегетативный же листок разделяется на сосудистый, который дает мезентерии и сосуды, и слизистый слой, который дает стенки кишечника. В 50-х годах это разделение листков было несколько изменено Ремаком: по его обозначению из первичных зародышевых листков анимальный, или наружный, дает только покровы, нервную систему и органы чувств, а вегетативный, или внутренний, листок разделяется на железистый слой (энтодерма позднейших авторов) и волокнистый слой (мезодерма). Исходя из этой схемы Ремака, установленной для позвоночных, Ковалевский начал исследовать образование первичных зачатков у других животных. Естественно поэтому, что первым исследованным в этом отношении животных был ланцетник как наиболее примитивно построенный представитель позвоночных и рыб, как его называли в то время. В этом переходе Ковалевского к исследованию низших позвоночных как переходных к беспозвоночным, конечно, отразилось влияние эволюционного учения, но цель его работ оставалась общеэмбриологической, как и у Бэра и у Ремака. По поводу каждой исследуемой им формы он, главным образом, стремился выяснить, как проявляются у них зародышевые пласты, как они возникают и как взаимно связаны в своем возникновении, каковы значение и судьба первичных полостей зародыша, как происходит гаструляция и т. п. Для всех исследованных им форм ему удалось выяснить и показать общность каждого из зародышевых листков у всех животных как по возникновению, так и по дальнейшей его судьбе и полное сходство их в этих отношениях с соответственными листками позвоночных. На этих вопросах Ковалевский, главным образом, и останавливается в своих выводах из наблюдений над развитием той или другой формы и этой же области касаются по преимуществу и делаемые иногда им широкие обобщения. Так, основными выводами или тезисами его докторской диссертации об анатомии и развитии Phoronis были следующие.

1. Сегментационная полость переходит в полость тела.

2. Пищеварительный канал у животных, которых яички подлежат полной сегментации, образуется углублением.

3. Питательный желток яиц, подлежащих полной сегментации, заключен в сегментационной полости.

4. Личинки простых асцидий обладают всеми признаками, по которым мы определяем тип позвоночных.

Последний пункт является тезисом для предыдущих его работ по развитию асцидий и был вставлен, очевидно, как материал для дискуссии, не имеющей прямого отношения к теме диссертации.

Второй и третий тезисы есть, очевидно, результат преждевременного обобщения и ошибочны. Но как эта, так и почти все имеющиеся в работе Ковалевского ошибки были исправлены в последующих работах им самим, в большинстве случаев прежде, чем кто-либо указывал на его ошибку. Тщательно исследовав вопросы раннего развития и закладки зародышевых листков, Ковалевский исправлял некоторые неправильные представления о них. Так, многие авторы (Земпер, Гегенбаур, Мечников) считали, что сегментационная полость, т. е. бластоцель, переходит в полость пищеварительного канала, т. е. что первичная полость становится полостью кишечника; Ковалевским было доказано, что пер-

вичная и пищеварительная полости возникают независимо друг от друга и существуют одновременно.

Те же общеэмбриологические задачи ставит себе Ковалевский в своем большом сравнительно-эмбриологическом исследовании червей и членистоногих. Здесь он устанавливает определенный тип развития кольчатых червей и Sagitta, причем, хотя и вполне правильно отмечает отличия в эмбриологии этих червей, не разделяет их друг от друга и рассматривает как представителей одного типа. Дробление Oligochaeta описано с неменьшей точностью, чем у позднейших авторов, причем им впервые констатировано существование у них полярной плазмы, меняющей свое положение во время дробления. Очень важным в этой работе для самого Ковалевского было то, что на насекомых он смог установить существование тех же зародышевых листков, как и у других животных, но несколько иначе выраженных вследствие отсутствия полости дробления, занятой желтком; важным для него это открытие было потому, что другие авторы (Вейсман, Мечников) отрицали существование у насекомых зародышевых листков. Решение этого вопроса в пользу их существования давало возможность рассматривать их как общее образование для эмбрионального развития всех животных.

Точно так же он устанавливает гомологию слоев зародышевых оболочек насекомых — амниона и серозной оболочки с зародышевыми оболочками, описанными Рейхертом и Бишофом у млекопитающих; Ковалевский при этом различает два типа зародышевых оболочек, один из них свойственен цыпленку — среди позвоночных, и жукам — среди насекомых, а другой — млекопитающим и описанным Ганиным зародышам паразитических наездников.

В отношении эмбриональных закладок и позднейших преобразований зачатков в органы конечной и общей целью А. О. Ковалевского было выяснить основные моменты, по которым можно было бы исследовать животных сравнительно-эмбриологически. При этом, в то время как на стадиях более позднего органогенеза сравнительная эмбриология исследует онтогенез сравнительно-анатомического материала по стадиям развития, в отношении ранних стадий сравнительная эмбриология носит более общий характер и должна вести сравнительное исследование сходства и отличий в закладке основных зачатков по группам животных. Ковалевский пишет: «Только тогда можно думать о сравнительной эмбриологии, когда у нас будет определено образование главных органов, т. е. пищеварительного канала, полости тела и нервной системы, так как только тогда, когда эти пункты будут абсолютно и окончательно выяснены, можно будет действительно сравнивать развитие разных типов».

В этом кратком определении сравнительной эмбриологии Ковалевский ничего не говорит об особенностях этой отрасли, но в отдельных его работах имеются данные, говорящие о том, как должны выясняться закономерности ранних стадий. Например, по поводу развития кольчатых червей он устанавливает, что, хотя образование зачатка кишечника у Euaxes идет путем обрастания желтка, а у Lumbricus впячиванием вегетативной половины яйца, это для сравнительной эмбриологии один процесс. Этим Ковалевский показывает, как изменчив на этих ранних стадиях процесс закладки зачатков, как сильно он зависит от условий развития и как трудно поэтому сразу определить морфологическое значение этих ранних моментов развития. Однако, учитывая эти трудности и необходимость быть осторожным при суждении о морфологии таких зачатков, как зародышевые листки, по их облику, Ковалевский, благодаря исследованию развития большого числа форм, сумел выяснить общий характер этих зачатков. А это являлось весьма важным и для морфологии данного типа животных, так как тот способ, каким происходит переход от зародышевых листков к дальнейшему органообразованию, характерно отличается от такового в других типах и характерно сходен в пределах одного типа.

В результате своих сравнительно-эмбриологических исследований Ковалевский установил следующие положения.

1. После оплодотворения ядро яйца становится незаметным, но ядро не исчезает при своем делении на два, а только изменяет свои свойства, так как у некоторых животных оно не теряет своей видимости.

2. Полость дробления становится полостью тела животного, а полость кишечника появляется в виде впячивания, вдающегося в полость дробления.

3. Способ закладки полости тела, кишечника и нервной системы характеризует развитие различных типов.

4. Coelenterata имеют полость, которая является пищеварительной полостью, а не полостью тела.

5. Зародышевые листки, установленные Бэром и Ремаком для позвоночных, появляются в общем сходным путем у червей, членистоногих, моллюсков, гефирей, иглокожих, плеченогих, оболочников и ланцетника, т. е. во всех типах животных. Исключение представляют только Coelenterata, у которой внутренний листок дает только слизистый листок (энтодерму).

6. У всех животных каждый зародышевый листок дает одинаковые производные, т. е. и по происхождению, и по производным каждый листок гомологичен этому листку других животных.

Таким образом, все работы А. О. Ковалевского имели по преимуществу характер обстоятельных описаний стадий развития, а выводы из них он делал только сравнительно эмбриологические и почти не затрагивал в них вопросов филогении и эволюции. В них не было и явных поисков доказательств в пользу эволюции или следования указаниям Геккеля на то, что должна была бы дать эмбриология для подтверждения эволюционного учения. Ковалевский шел своим путем, направленным к выяснению общеэмбриологических закономерностей, и, следуя по этому пути, он обнаруживал явления, которые указывали Геккелю и другим теоретикам, что может дать эмбриология для эволюционной идеи. И этот объективный путь приводит Ковалевского к выводу об общности способа закладки зачатков у всех животных и об универсальности зародышевых листков, а это единство можно объяснить только на основании принципа эволюции.

Несомненно, что Ковалевский, будучи эволюционистом, получил большое удовлетворение от полученного им самим эволюционного вывода в применении к эмбриологии, но серия его эмбриологических работ свидетельствует о том, что вывод этот совершенно неизбежно вытекает из исследований, не преследовавших цели доказать эволюционное учение. Он своим, новым путем, и можно сказать самостоятельно, пришел к эволюционным выводам именно в той области, которая была особенно важна для поддержки этого учения и в которой сам Дарвин, да и мало кто из современных ему зоологов мог чувствовать себя достаточно компетентным.

Зародышевые листки, установленные Ковалевским, как общее явление в развитии всех многоклеточных стали служить общей исходной схемой для выяснения организации и возникновения ее у самых разнообразных форм. Это, а также самый характер исследований Ковалевского по различным группам животных, помимо того значения, какое они имели для эволюционного учения, оказали чрезвычайно большое влияние и на дальнейшее развитие эмбриологии как у нас, так и за границей, по крайней мере, в отношении беспозвоночных животных, которым были, главным образом, посвящены его исследования. И. И. Мечников признал те неправильности в своих работах, против которых возражал Ковалевский, и в дальнейшем стал ближайшим его сподвижником в эмбриологии. Усилились и умножились исследования по эмбриологии беспозвоночных в работах его сверстников и современников, среди которых можно назвать имена Усова, Коротнева, Бобрецкого, Заленского, Кеннеля, Зографа, Овсянникова, Остроумова, Насонова, Шимкевича и др.

Ковалевский последовательно был профессором Казанского, Киевского, Одесского и Петербургского университетов и в каждом из них за его пребывание начиналось или усиливалось морфолого-эмбриологическое направление в работах этих университетов. С этого именно времени начались эмбриологические работы и в Петербургском университете, хотя Ковалевский в нем читал только курс гистологии. По отношению к этому университету можно сказать, что, несмотря на кратковременность преподавания, тематика эмбриологических работ была в нем на много лет внушена Ковалевским, т. е. в нем исследовались те

вопросы, которые были в свое время им поставлены, начали разрабатываться, но не были доведены до конца. Такими вопросами являются особенности развития членистоногих, о которых были сделаны им работы только по насекомым и скорпиону, и вопрос о связи закладки зародышевых листков при половом размножении, с одной стороны, и бесполом размножении и регенерации, — с другой. Этот вопрос возник у Ковалевского еще в самом начале его деятельности при исследовании бесполого размножения оболочников, показавшем значительные отличия в способе возникновения зародышевых пластов от эмбрионального.

Некоторым из нас памятно, каким почитанием и даже преклонением была окружена научная деятельность А. О. Ковалевского среди зоологов, заставших его в живых. Мы, русские зоологи, могли гордиться тем, что, как сказал покойный академик Заленский, «благодаря трудам Ковалевского русская эмбриология оставила далеко позади себя эмбриологию других стран».

При этом А. О. Ковалевский отличался необыкновенной доступностью и простотой даже для самых юных зоологов и охотно помогал им советом. Будучи академиком, он много потрудился и для облегчения зоологам возможности расширить круг материала для исследований, сделать доступным работу особенно на южных морях. Им была устроена Севастопольская биологическая станция, получены ежегодные места для зоологических работ на Неаполитанской зоологической станции, а также место в Ботаническом саду в Бейтензорге на Яве, куда каждые два года командировался зоолог с крупной субсидией от Академии Наук.

Как известно, А. О. Ковалевский еще за 12 лет до своей кончины резко изменил направление своих исследований, совершенно оставив изучение сравнительной эмбриологии и перейдя в своих работах в область сравнительной физиологии, именно к изучению фагоцитарных органов беспозвоночных, исследованных до него очень мало. Переход этот кажется неожиданным и непонятным. Формально он произошел вполне последовательно: одной из последних эмбриологических работ Ковалевского было исследование метаморфоза у мух, при котором деятельную роль играет процесс фагоцитоза остатков личиночных органов, и это новое тогда биологическое явление привлекло к себе также внимание Ковалевского и Мечникова. Но по существу перемену направления его работ приходится искать несколько глубже. Как это часто бывает после усиленного интереса и успехов в одном направлении работ, к 90-м годам прошлого века в эмбриологии наступил кризис. С одной стороны, большая очередная задача выяснить эмбриологию всех групп животных, в значительной степени благодаря работам самого Ковалевского, была разрешена, насколько это могло быть сделано на данном этапе эмбриологии и при имеющихся в нашем распоряжении технических средствах. С другой же стороны, работа, проделанная за это время в области морфологической эмбриологии, показала необходимость для дальнейшего изучения процесса связать эту морфологию с физиологией зародыша, исследовать динамическую сторону развития и дополнить картины последовательных стадий его, как бы отдельные, застывшие в препаратах фазы развития, действительными наблюдениями процессов, например, направления перемещения клеток при закладке органа на живом зародыше. Надо заметить, что Ковалевский, насколько это было возможно при наличных технических приемах, исследовал и живое яйцо; но требовалась выработка специальных приемов, которые позволили бы увидеть больше и точнее. Вместе с тем к 90-м годам работами Ру, Моргана, Дриша, Гертвига и других стала развиваться экспериментальная эмбриология и обещала дать ответы на те вопросы, которые остались невыясненными морфологией развития. Ковалевский же по ходу своих последних эмбриологических работ перешел к изучению фагоцитоза, так же как и Мечников; но Ковалевский повел работу в сторону экспериментального выяснения этого явления и изучения форм его проявления, Мечников же начал исследование фагоцитоза как явления и изучение его выражения в нормальной и патологической физиологии.

Теперь прошло около полувека с последнего эмбриологического исследования А. О. Ковалевского. Появилось много новых работ по эмбриологии иссле-

дованных им групп животных и установлено много важных новых фактов. Но со дня кончины А. О. Ковалевского прошли не только определенные сроки, сопровождавшиеся накоплением новых знаний, изменились также направления и интересы в эмбриологии. С 20-х годов текущего столетия экспериментальная эмбриология, и в частности механика развития, стала преобладающим направлением как по количеству работ в этой области, так и по действительно большим достижениям в ней. При этом, так как механика развития экспериментирует, главным образом, на позвоночных, и в частности на амфибиях, то сравнительно-эмбриологическое направление, созданное Ковалевским, почти исчезло в позднейших работах по эмбриологии беспозвоночных, а работы по морфологии развития беспозвоночных появляются относительно редко как в нашей, так и в иностранной литературе. При таких переменах в этой науке изменилось ли в настоящее время отношение к открытиям и выводам А. О. Ковалевского?

Что касается открытий и фактов в работах Ковалевского, то благодаря замечательной точности наблюдений и тому, что во многих случаях исследование производилось им на нескольких представителях данной группы животных, они остались безошибочными и до настоящего времени. Добавим еще, что хотя Ковалевский исследовал много групп животных и быстро переходил от одной к другой, в некоторых случаях он возвращался к одной из них в своей дальнейшей работе и, если находил неправильность в своем первом исследовании, исправлял ее сам. Но, главным образом, ему в этой повторной работе приходилось только расширять и дополнять свои прежние наблюдения новыми важными данными. Вместе с тем его работы по ланцетнику, асцидиям, плеченогим и аннелидам остались до настоящего времени классическими образцами как по выполнению и по важности добытых им данных, так и по той осторожности в выводах, которую он в них проявил. Сделанные им открытия касаются нормальной морфологии различных животных, т. е. той части эмбриогенеза, которая является основой для любых дальнейших исследований над этими объектами.

В отношении выводов о родстве той или другой группы с другими группами некоторые из них подвергались при дальнейшем изучении группы поправкам и изменениям, но, как было уже отмечено, сам Ковалевский останавливался на подобных выводах очень мало, иногда совсем вскользь, и выводы эти развивались и подчеркивались уже другими исследователями, не проявлявшими той же осторожности в этих вопросах. Он больше останавливался на выводах о родстве хордовых, которые были настолько несомненны и очевидны, что без изменений сохранили свое значение и до настоящего времени.

То, что и сам Ковалевский в конце жизни и большинство позднейших эмбриологов оставили морфологическое направление в изучении развития и перешли к физиологии и эксперименту, вовсе не говорит о том, что морфологическая эмбриология отжила свой век. Значительно уменьшилось, правда, число морфологических работ по эмбриологии беспозвоночных, но это произошло потому, что были уже исследованы по крайней мере все те группы их, которые могли быть исследованы достаточно полно при имевшихся в нашем распоряжении приемах. Зато в самое последнее время стали появляться экспериментальные работы по эмбриологии червей и насекомых, которые требуют дальнейшего пополнения наших сведений и по морфологии их развития. Несомненно, что усиление экспериментального изучения развития беспозвоночных, притом не в сторону исследования судьбы отдельных бластомер, а в сторону выяснения факторов возникновения организации, вызовет и повышение интенсивности работы над ними и в морфологическом направлении. Мы знаем, что экспериментальное исследование развития позвоночных, в особенности амфибий, поскольку оно касалось факторов возникновения организации, повысило и интерес к морфологии развития этих животных. Повидимому, теперь изучение эмбриологии находится в такой фазе своего развития, при которой только совместное применение морфологических и экспериментальных методов может дать достаточно прочно обоснованное новое представление о процессах индивидуального развития. При этом одним из плодотворнейших морфологических методов всегда останется сравнительный метод, введенный А. О. Ковалевским.

Нам остается только еще рассмотреть, в каком положении находится теперь вопрос о зародышевых листках, разработка которых у всех животных составляла основу сравнительно-эмбриологических исследований А. О. Ковалевского.

Приходится констатировать, что тот фактический материал по вопросу о зародышевых листках, который был получен на основании многочисленных новейших исследований, в значительной степени лишает представление о зародышевых листках той определенности и стройности, которые были достигнуты Ковалевским.

Так, у сравнительно просто устроенных червей, именно плоских, коловраток, скребней и отчасти круглых червей зародышевых пластов вообще не удалось обнаружить, так как при развитии у них прямо закладываются зачатки определенных органов, причем на один орган может приходиться по нескольку зачатков (Галкин, Галлез, Нахтвей, Кайзер). Возможно, что такой способ появления зачатков может быть истолкован на почве зародышевых листков следующим образом: зародышевый листок есть комплекс недифференцированных еще зачатков органов, и у названных групп животных дифференцировка зачатков начинается раньше, чем происходит дифференцировка обособления листков друг от друга. Но в таком толковании все же имеется некоторая искусственность и натяжка.

Далее, в тех яйцах асцидий, в которых можно было проследить возникновение зачатков, начиная с самых бластомер и даже до начала дробления, оказалось, что та связь между энтодермой и мезодермой и хордой, которая была установлена для асцидий и для всех Chordata, возникает вторично во время гаструляции путем перемещения во внутренний слой материалов из различных участков поверхности яйца; другими словами, зачатки кишечника, хорды и мезодермы обособлены друг от друга в своем возникновении и только во время гаструляции сходятся и образуют «первичный кишечник». То же было показано и у позвоночных применением метода прижизненной маркировки.

Кроме того, у червей и у членистоногих обнаружен ряд случаев, когда образование новых частей мезодермы может продолжаться довольно долго, иногда заканчивается уже в постэмбриональный период, причем на ранних стадиях ее возникновение связано с энтодермой, а на более поздних — с эктодермой. Все эти случаи, конечно, трудно согласовать с господствующим учением о зародышевых листках.

В учении о зародышевых листках мы должны, однако, разграничить то, что было сделано Ковалевским, от того, что вошло в это учение после него. Ковалевский, изучая развитие различных форм, подметил определенную общую закономерность в образовании трех комплексов зачатков из трех недифференцированных слоев зародыша, которые назывались зародышевыми листками, подметил также и преобладающую форму связи этих листков между собой во время их возникновения. И то и другое вполне согласовалось с соответственными наблюдениями Бэра и Ремака на позвоночных. Отсюда Ковалевский вывел общую схему взаимоотношения пластов и зачатков для всех животных, начиная с Coelenterata, у которых удается констатировать только два листка — эктодерму и энтодерму, и только у более высокостоящих форм эта первичная энтодерма делится на вторичную энтодерму и мезодерму. Надо заметить при этом, что эта схема листков и зачатков сразу вносит стройность и порядок в картину возникновения и расположения зачатков у самых разнообразных животных и хорошо помогала разбираться в зачатках каких-либо вновь исследуемых форм. Таким образом, эта схема прочно вошла и в эмбриологию и в зоологию как основа всякого морфологического исследования развития.

Однако при создании учения о зародышевых листках только Бэром была сделана попытка определить, что они собою представляют, и он назвал листки основными органами (Fundamentalorgane), название, которое затем Э. Геккель заменил термином «первичные органы». Оба эти наименования неудачны, так как зародышевые листки лишены главного признака органа, именно специальной функции. При этом, если Бэром это название применено с упором на слово «основной», то у Геккеля имело большее значение слово «орган», так

как в его представлении гомология зародышевых листков соответствовала гомологии органов; и так же, как всякий орган, зародышевый листок является очень стойким и постоянным образованием. Но стойкость органа объясняется неизменностью его функции, функция же зародышевого листка состоит только в способности дать ряд новых тканей и новых функций, и потому он всегда гораздо более изменчив, менее стоек, чем зачаток органа.

Несмотря на такое противоречие, возникающее при толковании зародышевого листка как органа, многие морфологи после Ковалевского и при его жизни стали придавать зародышевым листкам значение неизменного образования, возвели постоянство зародышевых листков в нерушимый закон, игнорируя живую и деятельную природу этих образований.

Перечисленные выше случаи, противоречащие установленному вначале принципу зародышевых листков, противоречат ему в том его понимании, которое создалось у некоторых позднейших морфологов; мы не знаем, поддерживал ли бы его Ковалевский, но известно, что выработанная Геккелем на основании данных Ковалевского теория гастреи не встретила сочувствия последнего. Определить сущность зародышевого листка мы не можем и до сих пор, но в том смысле, в каком его понимал Ковалевский, мы сохраняем в описаниях развития деление на зародышевые листки, так как без них картина развития слишком усложняется и запутывается. Необходимо, конечно, выяснить или найти какие-либо иные, может быть физиологические закономерности возникновения зачатков, но пока этого нет, схема развития, данная Ковалевским, является наиболее удобной.

Несомненно, что ныне отношение эмбриологов к трудам А. О. Ковалевского несколько иное, чем у его современников; иначе не может и быть, так как наука с его времени двинулась вперед и расширила или углубила свои задачи. Жизнь и деятельность А. О. Ковалевского отходят от нас в историческую перспективу, меняющую, как и пространственная перспектива, размеры и облик вещей и лиц. Но истинно крупные и научные достижения стоят вне законов исторической перспективы, и потому все то, что сделано А. О. Ковалевским для установления принципов общей эмбриологии, для выяснения сложных особенностей развития отдельных типов животных и, наконец, для утверждения принципа эволюции ясно и неизменно остается в нашей памяти об его заслугах. Оно остается неизменным потому, что стало крупной частью фундамента наших знаний о развитии животных и образцом того, как и что могут дать ценного эмбриологические исследования для выяснения их эволюции. И то особое чувство, какое вызывает в нас имя А. О. Ковалевского, понятно не только специалисту-эмбриологу, но и всему широкому кругу биологов.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1940
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS
Отд. биол. наук Classe des sciences biologiques

П. П. ИВАНОВ

ЭМБРИОНАЛЬНОЕ РАЗВИТИЕ СКОЛОПЕНДРЫ В СВЯЗИ С ЭМБРИОЛОГИЕЙ И МОРФОЛОГИЕЙ TRACHEATA

(*Представлено академиком* **И. И. Шмальгаузеном**)

В основе наших сведений о развитии Chilopoda лежат, главным образом, результаты исследований Зографа (1883) над Geophilus и Геймонса (1898 и 1901) над Scolopendra cingulata и Scolopendra dalmatica; некоторые данные получены, кроме того, из первой работы по развитию Chilopoda Мечникова (1875) над Geophilus и из самой недавней из подобных работ Бигеля (1922) над Lithobius forficatus. Мечников описал внешний ход развития Geophilus и своеобразный бластокинез, свойственные всем Myriopoda; Зограф исследовал отчасти сегментацию и внутренний органогенез поздних стадий и дал единственное до настоящего времени описание своеобразного дробления Chilopoda; менее подробно он исследовал образование зародышевых пластов. Геймонс, подтвердив данные Зографа о ходе дробления Chilopoda, подробно исследовал образование зародышевых пластов, первое появление зародыша, сегментацию тела и дал исчерпывающее исследование всего органогенеза сколопендры, которое было только немного дополнено Бигелем.

Количество работ по эмбриологии Chilopoda, следовательно, невелико, и только благодаря существованию такой полной монографии, как труд Геймонса, мы имеем достаточно полное представление по этой группе Arthropoda. Однако, в вопросе о происхождении зародышевых пластов у Chilopoda и об образовании зародышевой полоски и в монографии Геймонса имеются некоторые неясности и противоречия. Так, например, он на ранних стадиях описывает возникновение мезодермы в виде срединного продольного валика и в то же время считает, что мезодерма у сколопендры закладывается в виде двух параллельных полосок, причем оба эти способа Геймонс подтверждает иллюстрациями; не вполне ясно в его описании также возникновение энтодермы. А так как вопросы филогении решаются между прочим и на основании способа возникновения мезодермы, то отчасти вследствие такой особой закладки мезодермы, какая была описана Геймонсом, возникло предположение, что Chilopoda представляют собою сильно отклонившуюся в своей эволюции ветвь Tracheata, которую противопоставляют Symphyla, Diplopoda и Insecta.

Желая разобраться в этих неясностях ранних стадий развития, я использовал для этой цели довольно большой имевшийся у меня материал по развитию одного небольшого представителя подотр. Scolopendrini Rhysida immarginata, который в изобилии водится в Бейтенсоргском ботаническом саду на Яве и яйца которого были мною собраны во время пребывания в Бейтенсорге в 1906 г. Кладки этой сколопендры с яйцами на самых различных стадиях развития мне приносили в течение всего июля и августа. Несмотря на большой срок, истекший со времени сбора этого материала, хорошая фиксировка тканей вполне сохранилась, и только желток представлял значительные затруднения при резке на микротоме.

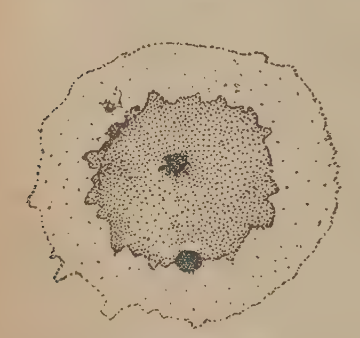
Яйца этой сколопендры имеют эллипсоидную форму, длина длинной оси их не превышает 2 мм (длина взрослого животного около 5 см). Фиксировались яйца или нагретым насыщенным раствором сулемы с $^1/_4$ уксусной кислоты или насыщенным раствором сулемы в ацетоне, к которому также прибавлялось $^1/_4$ по объему ледяной уксусной кислоты. Вследствие мелких размеров клеток толщина разрезов была 3—5 μ. Окрашивались срезы подогретым насыщенным раствором азокармина в воде с дальнейшей обработкой фосфорно-молибденовой кислотой и раствором Anilinblau с Orange по Маллори.

Дробление

Примененные мною фиксаторы, дав очень хорошие результаты для стадий развития зародышевой полоски, оказались, повидимому, мало пригодными для фиксирования стадий дробления. Этому я приписываю то, что мне не удалось получить картин дробления, описанных Зографом у Geophilus, и что внутреннее строение яйца на этих стадиях было очень неразборчивым. Желток состоял на разрезах из крупных и мелких глыб с круглыми просветами на месте растворившегося в спирту жира, и среди этих желточных кусков попадались группами или по одиночке ядра почти всегда в периферической части яйца. Группы ядер нередко лежали на поверхности одним слоем и представляли собой, очевидно, начало образования бластодермы (фиг. 1); значительно реже попадались группы в виде лежащей на поверхности желтка многослойной кучки клеток, которую по сходству ее с такой же кучкой на несколько более поздней стадии развития я считаю половым зачатком (фиг. 2). Ядра бластодермы в конце дробления располагались не во всей периферической части яйца, а у одной из длинных сторон его.

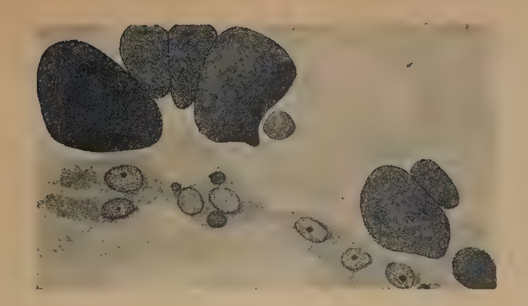
Бластодерма, зародышевое пятно и половой зачаток

Так как ядра в конце дробления расположены почти исключительно на одной стороне яйца, то только на этой стороне и появляется на поверхности бластодерма. На ранних стадиях своего существования бластодерма имеет вид тонкого, однослойного диска с неправильными зубчатыми краями; она покрывает несколько больше $^1/_4$ поверхности желтка, тогда как остальная поверхность последнего остается обнаженной. Если яйцо перенести из спирта в воду, очень часто края диска приподнимаются и отделяются от поверхности желтка и диск легко снимается с желтка, так как никаких клеточных продолжений его на желток не имеется.

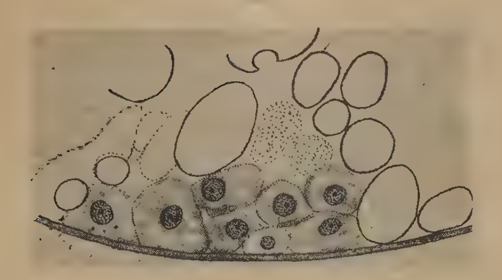


Фиг. 3. Бластодерма Rhysida с зародышевым диском, на котором виден половой зачаток (на заднем краю) и начало (передний конец) зародышевой бороздки

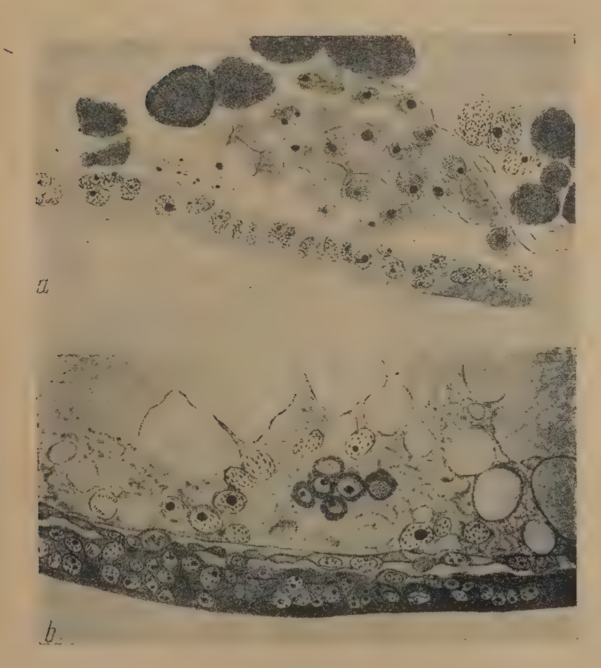
Одновременно с образованием зародышевого диска у одного из его краев появляется более плотное, шаровидное скопление клеток (фиг. 3), возникающее так же, как и зародышевый диск непосредственно из ядер дробления, которые выходят на поверхность в определенной точке ее и налегают друг на друга. Плазма этих клеток красится светлее, чем в клетках диска, и каждая клетка хорошо отграничена от соседних, тогда как бластодерма имеет сначала синцитиальный характер. Наружные стороны клеток закруглены, внутренние границы их полигональные; ядра их несколько темнее, чем ядра бластодермы. Этот шаровидный зачаток до значительно более поздних стадий остается без каких-либо изменений и представляет собой скопление первичных половых клеток. Тот край зародышевого пятна, у которого лежит половой зачаток, есть задний край его. По отношению к осям продолговатого яйца продольная ось диска, т. е. тот диаметр его, который одним своим концом отходит от полового зачатка, может зани-



Фиг. 1.



Фиг. 2.

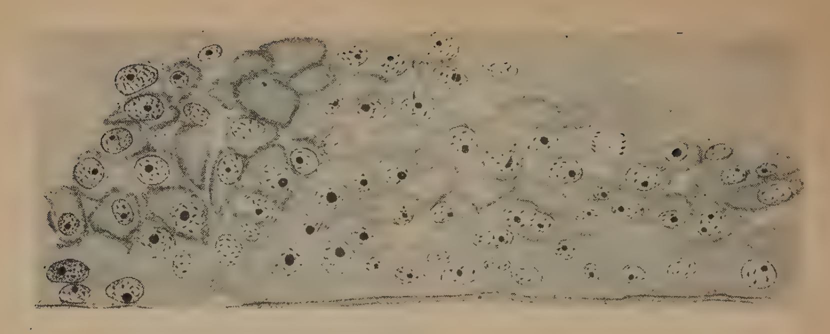


Фиг. 4.

Фиг. 1. Разрез через небольшой участок бластодермы Rhysida в начале ее образования (Цейсс, окуляр 7, объектив 90)

Фиг. 2. Поверхностный участок разреза через яйцо Rhysida в начале образования бластодермы; видны клетки полового зачатка

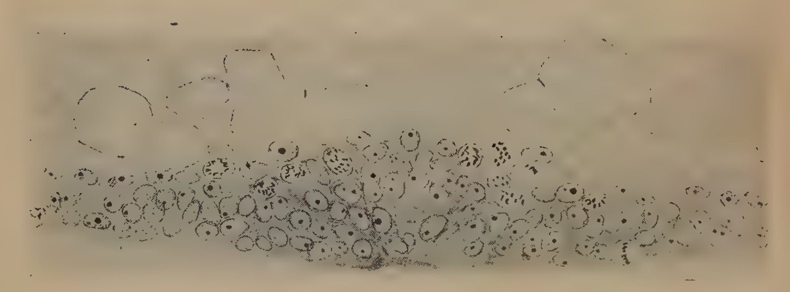
Фиг. 4 (*a* и *b*). Сагиттальный разрез через половой зачаток и окружающую его желточную энтодерму на ранних стадиях развития Rhysida



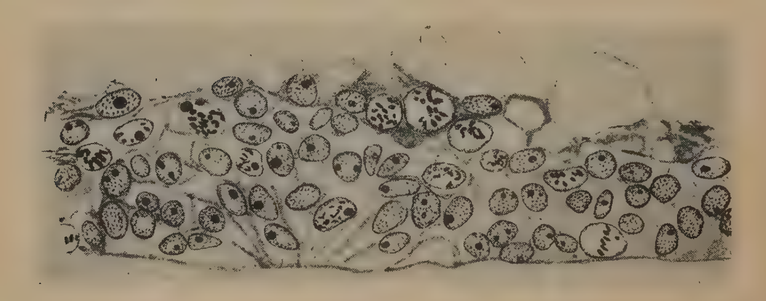
Фиг. 5.



Фиг. 6.



Фиг. 7.



Фиг. 8.

Фиг. 5. Поперечный разрез через зачаток мезодермы, желточной энтодермы и первичную бороздку Rhysida

Фиг. 6, 7 и 8. Различные варианты первичной бороздки Rhysida на поперечных разрезах

мать очень различное положение. В одних яйцах продольная ось диска совпадает с продольной осью яйца, в других случаях она лежит перпендикулярно к этой последней или под различными углами к ней. Хотя бластодиск всегда лежит на длинной стороне яйца, по направлению его продольной оси, однако он не имеет определенной ориентировки по отношению к длинной оси яйца.

При образовании бластодермы и полового зачатка некоторое количество ядер остается в желтке и затем располагается на поверхности под бластодермой в виде очень тонкого, но непрерывного синцития с редко разбросанными в нем ядрами. Протоплазма этого синцития имеет рыхлое, даже сетчатое строение. Протоплазма желточного синцития глубоко входит между желточными зернами и охватывает каждое зерно у поверхности желтка со всех сторон.

Ядра же этого синцития непосредственно после образования бластодермы начинают заметно отличаться своими более крупными размерами, а на несколько более поздних стадиях очень сильно разрастаются и по объему превышают клетки бластодермы более, чем в 20 раз. Этот синцитий мы будем называть желточной энтодермой. Зерна желтка, погруженные в эту энтодерму, имеют местами как бы изъеденные края и распадаются на более мелкие зерна, которые затем растворяются, оставляя на своем месте различных размеров вакуоли. При окрашивании азокармином и смесью Маллори главная масса желтка красится в интенсивно красный цвет, а зерна в желточной энтодерме дают изменчивую окраску, чаще всего окрашиваются в синий цвет. Все это указывает на резорбцию желтка желточной энтодермой.

Довольно редко ядра желточной энтодермы встречаются на некоторой глубине в желтке среди желточных зерен. Поверхностный же слой этой энтодермы только в одном месте образует хорошо заметное скопление и протоплазмы и ядер, это именно вокруг полового зачатка (фиг. 4). Последний своей наружной стороной прижат к бластодерме, а со всех остальных сторон одет довольно толстым слоем желточной энтодермы с более густо, чем в других частях энтодермы, расположенными в ее толще ядрами и желточными зернами.

Бластодермический диск с самого своего появления имеет неодинаковое распределение ядер в различных его частях. Периферия диска состоит из однослойного синцития с одним рядом несколько раздвинутых друг от друга ядер; средняя часть, которая является зародышевым пятном, состоит из синцития с более тесно расположенными ядрами, которые вскоре ложатся в 2—3 слоя; самая центральная часть бластодиска содержит ядра, лежащие несколькими слоями.

Центральный участок бластодермического диска заметен поэтому с поверхности в виде белого пятна и темнее окрашивается красками. Очертания этого пятна с развитием сильно изменяются так же, как и все зародышевое пятно, но и на той стадии, когда зародышевое пятно имеет еще дисковидную форму, центральное пятнышко имеет вид небольшой округлой или слегка вытянутой белой точки в самом центре с несколько расплывчатыми краями (фиг. 3).

Продольной осью зародышевого пятна является линия, проходящая через центральное пятнышко и половой зачаток. На разрезах, проведенных на этой стадии через центральное пятнышко как в продольном, так и в поперечном направлении, видно, что в этом месте ядра лежат во много слоев, но что глубоко лежащие ядра принадлежат не к наружному синцитию, а отдельным клеткам, лежащим в бластоцеле; хорошо видно также, что эти отдельные клетки возникают путем обособления их в наружном синцитии и выклинивания их из него. Выклинивание происходит на небольшом центральном участке, причем на место ушедших в бластоцель клеток становятся клетки с боков этой точки миграции, которые затем в свою очередь уходят в бластоцель и расходятся во все стороны в промежутке между желточной энтодермой и наружным синцитием (фиг. 5, 6 и 7). Так как при выклинивании из одного участка клетка сжата с боков и вытянута к бластоцелю более свободно лежащим и расширяющимся своим концом, в который смещается при этом ядро, то общее положение клеток в этом центре пролиферации становится веерο- или букетообразным (фиг. 6, 7 и 8). Вследствие интенсивного выхода клеток в этой центральной точке образуется

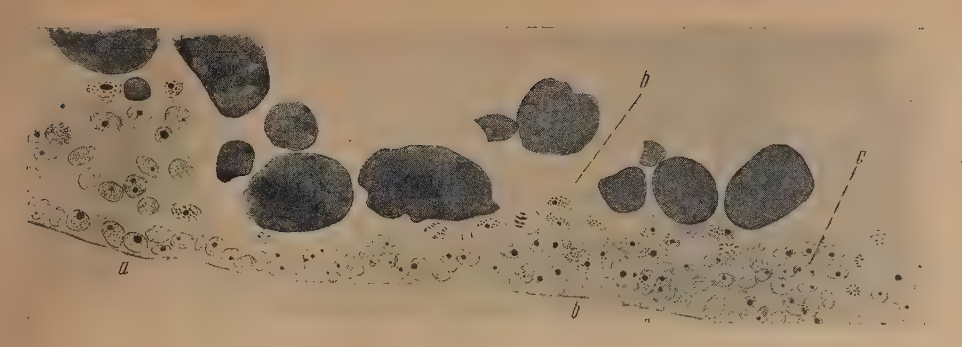
более или менее отчетливо выраженная ямка (фиг. 5). Самая же пролиферация, т. е. размножение клеток, происходит по сторонам около ямки, где часто встречаются митозы.

Клетки, мигрирующие из первичной ямки в бластоцель, имеют двоякую дальнейшую судьбу. Большая часть их, как отмечено выше, расходится по бластоцелю в стороны и образует несколько слоев клеток против ямки, которые дальше в стороны переходят в один слой несколько вытянутых клеток, более или менее тесно соединенных друг с другом; они представляют собою первые мезодермальные клетки зародыша. Другие клетки из центра миграции проходят глубже и сливаются своей протоплазмой с протоплазмой синцития желточной энтодермы, т. е. становятся энтодермальными клетками. На некоторых препаратах эти будущие энтодермальные желточные клетки среди выклинивающихся вместе с ними мезодермальных клеток отличаются по более темной окрашиваемости своей протоплазмы, и можно проследить по этому признаку ряд клеток, идущих от первичной ямки до желточной энтодермы (фиг. 6). Часто встречаются здесь также картины внедрения этих клеток в желточную энтодерму. Кроме того, среди очень крупных ядер желточной энтодермы, рассеянных в ней в других ее частях, в том участке ее, который лежит непосредственно под этим центром пролиферации, появляются в довольно большом количестве ядра, не превышающие размерами ядер мезодермы и наружного синцития, а также ядра, представляющие все переходы от таких более мелких ядер до очень крупных типичных ядер желточной энтодермы. В более мелких ядрах желточной энтодермы и в клетках, входящих в нее из первичной ямки, часто попадаются митозы (фиг. 6, 7, 8), которых совсем не встречается в остальных участках желточной энтодермы.

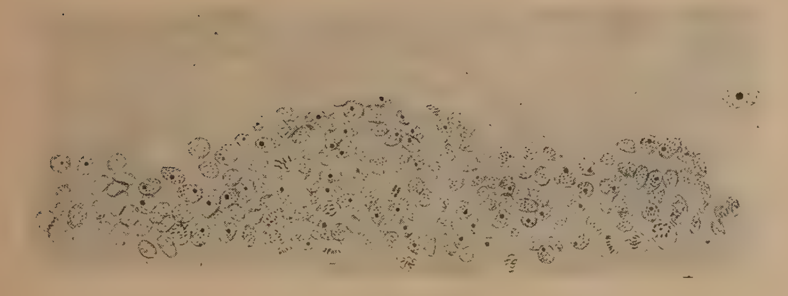
Таким образом, вся желточная энтодерма слагается из клеток двоякого происхождения. Те ядра желточного синцития, которые возникают вместе с синцитием бластодермы из ядер дробления, можно назвать первичной желточной энтодермой; вторичная же желточная энтодерма возникает из бластодермы вместе с клетками мезодермы из специального центра пролиферации. Попадая в желточный поверхностный синцитий, ядра вторичной желточной энтодермы начинают быстро увеличиваться в размерах и достигают величины ядер первичной желточной энтодермы; вместе с тем по мере дальнейшего развития эти ядра более равномерно распределяются по желточному синцитию.

Описанная только что стадия дисковидного зародышевого пятна вскоре переходит в следующую. Зародышевое пятно при этом несколько удлиняется по своей продольной оси и принимает эллиптическую форму; диаметр бластодермы также несколько увеличивается. Центральное пятнышко также удлиняется по продольной оси зародышевого пятна, принимая вид короткой полоски, причем при одних и тех же размерах эллиптического пятна степень удлинения центрального пятнышка сильно варьирует. Эти вариации отчасти зависят от возраста зародыша: чем старше он, тем длиннее центральное пятнышко, хотя длина всего пятна и остается неизменной; отчасти же это зависит от других причин, которые выяснятся несколько дальше. Половой зачаток остался без всяких изменений у заднего конца эллиптического пятна (фиг. 12).

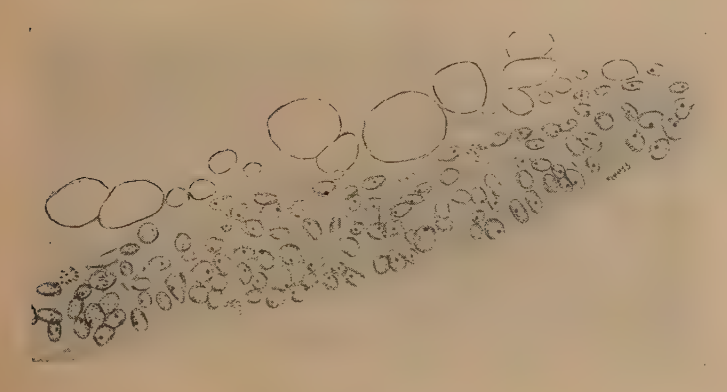
Центральное пятнышко, в котором происходила пролиферация на предыдущей стадии, приобретает при своем удлинении различный характер в передней и задней своих частях. Пролиферация продолжается таким же способом, как и раньше, только в задней части этого пятнышка или полоски, в передней же ее части пролиферация клеток уже прекратилась, и здесь имеются в полости тела только клетки, эмигрировавшие раньше из первичной ямки бластодиска. В задней половине полоски, где пролиферация продолжается, она происходит или только в задней части этой половины или же на значительно большем протяжении вперед, так что первичная ямка на месте пролиферации вытягивается в заметную первичную борозду. Как в том, так и в другом случае пролиферация в передней части всего очага дает мезодермальные клетки, а самый задний участок борозды пролиферирует клетки желточной энтодермы, которые в желточном



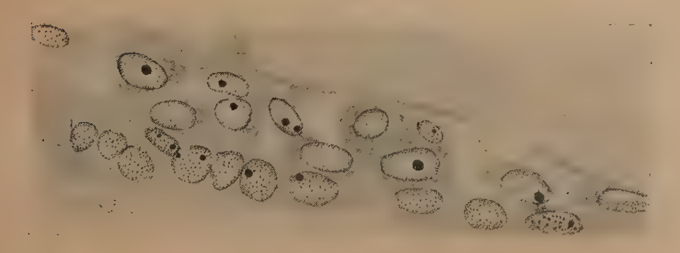
Фиг. 9.



Фиг. 13.



Фиг. 14.



Фиг. 17.

Фиг. 9. Сагиттальный разрез через первичную бороздку. Виден половой зачаток (*a*) и пролиферация клеток энтодермы (*b*) и мезодермы (*c*) в заднем конце первичной бороздки

Фиг. 13, 14. Поперечный разрез через зону нарастания Rhysida

Фиг. 17. Начало расхождения клеток полового зачатка

поверхностном синцитии расходятся как вперед, так и назад, по направлению к половому зачатку (фиг. 9).

Следовательно, весь процесс пролиферации мезодермы и желточной энтодермы на стадиях круглого и эллиптического зародышевого пятна начинается с появления ямки, которая отвечает переднему концу первичной борозды, а затем очаг пролиферации перемещается постепенно по продольной срединной линии кзади, причем передний конец пролиферационной бороздки прекращает свою деятельность, и только позднее затухание деятельности первичной борозды постепенно распространяется назад. Клетки, производные этой пролиферационной полоски, дают мезодерму и вторичную желточную энтодерму, причем во всех участках бороздки, где происходит пролиферация, передняя часть этого пролиферирующего участка дает клетки мезодермы, а задняя — клетки желточной энтодермы (фиг. 9).

Общее протяжение области первичной бороздки определяется протяжением распространения мезодермальных клеток, как находящихся в состоянии пролиферации из первичной бороздки, так и образовавшихся раньше, во время нахождения на этом месте пролиферирующего участка первичной бороздки. Продольное протяжение всего мезодермального слоя составляет от 63 до 66% длины всего зародышевого пятна от переднего его края до полового зачатка. Длина же существующей в данный момент развития первичной бороздки обычно составляет от 20 до 28% длины зародышевого пятна, и только в редких случаях доходит до 61% (0,5 мм), причем такая максимальная длина первичной бороздки наблюдается только при малой длине зародышевого пятна (0,8 мм), при большей же длине его (1,12—1,28 мм) первичная бороздка составляет не более 22% пятна. Очевидно, что эллиптический зародыш меньшей длины является более ранней стадией развития, на которой в некоторых случаях деятельность первичной бороздки может одновременно происходить почти на всем ее протяжении; на несколько же более поздних стадиях деятельность бороздки сохраняется только в задней части ее на большем или меньшем протяжении.

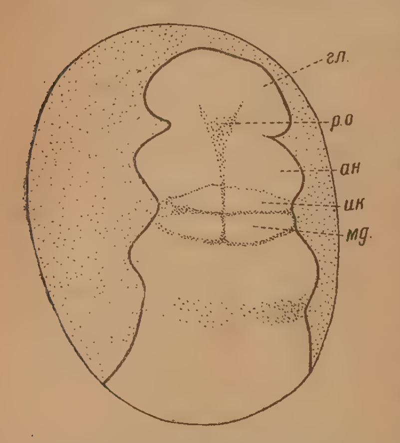
Так как в задней части первичной бороздки находится неорганизованная или только что возникающая мезодерма, а в передней части она начинает формироваться в две мезодермальные полоски с определенным расположением элементов по отношению к эктодермальным частям, то удлинение самого зародышевого пятна при переходе его формы из круглой в эллиптическую мы должны себе представить как вырастание пятна в заднем направлении; несомненно, что смещаться при вырастании пятна могут только мало дифференцированные части, т. е. задний конец, передний же конец остается при этом неподвижным. Передвижение заднего конца заставляет перемещаться и лежащий позади его половой зачаток, также состоящий из недифференцированных элементов. Это необходимо оговорить в виду того, что и у Геймонса и у некоторых других авторов говорится о вырастании зародышевой полоски вперед, чего фактически не может быть. То же, конечно, относится и к более поздним стадиям вырастания зародышевых полосок.

Зародышевая полоска. Зона роста и начало сегментации

Дальнейшее развитие состоит в довольно быстром удлинении зародышевой полоски, но уже не вырастанием всей ее, как было при переходе от круглой к эллиптической, а исключительно нарастанием ее на заднем конце в особой зоне роста. Нарастающая часть полоски начинает в это время ясно отличаться от переднего отдела и по наружному виду. Передний отдел утрачивает правильную эллиптическую форму, так как образует три сужения, из которых заднее отделяет его от нарастающего отдела, а переднее и среднее разделяют передний отдел на три части (фиг. 10). Область же, нарастающая позади, дает сильно вытянутую зародышевую полоску с совершенно параллельными боковыми сторонами.

К началу деятельности задней зоны нарастания первичная бороздка переднего отдела прекращает свою пролиферационную деятельность и исчезает. На

ее месте появляется более широкая продольная ложбинка, возникающая в связи с началом дифференцировки этого отдела на правые и левые половины сегментов. В то время как из зоны нарастания зародышевой полоски возникает уже отдел, больший по длине, чем передний, причем никаких признаков сегментации в этом длинном отделе еще не заметно, в переднем отделе на уровне второго его сужения появляются первые два истинных сегмента (фиг. 10). Судя по тому, что такая форма переднего отдела попадалась в моем материале редко, нужно думать, что эта стадия очень недолговременна и быстро переходит в следующую стадию, на которой весь передний отдел разделен на сегменты. При этом передний и средний подотделы этого отдела, разделенные передним сужением, сближаются друг с другом и образуют один подотдел, заметно при этом расширившийся в стороны; на нем становится заметным слабо выраженное ротовое впячение, впереди которого лежит отдел передней части мозга или protocerebrum. Позади рта появляются в этом слитом отделе сегмент и зачатки антенн, зачаток интеркалярного сегмента и мандибулярный сегмент. Эти два последние сегмента лежат уже в области второго сужения и являются, следовательно, теми первыми сегментами, которые появляются на предыдущей стадии. Следующий, третий подотдел предыдущей стадии дифференцируется сразу на три сегмента, сегмент I максилл, сегмент II максилл и сегмент ногочелюстей.

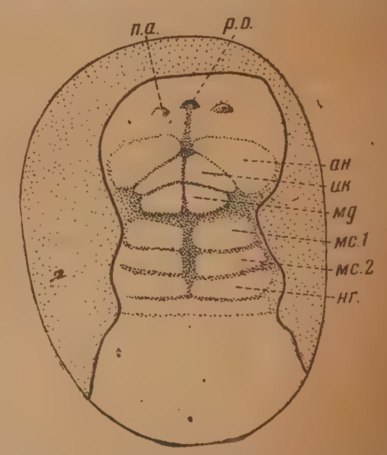


Фиг. 10. Зародыш Rhysida в начале сегментации переднего отдела зародышевой полоски (с поверхности); *г. л.* — головная лопасть; *р. о.* — стомодэум; *ан.*—антенны, *ик.*— интеркалярный сегмент, *мд.* — мандибулярный сегмент

На этой стадии по сторонам стомодеума хорошо бывает заметна пара маленьких бугорков, которые, повидимому, представляют собою прэантенны (фиг. 11).

Измерение длины всего этого переднего отдела, заканчивающегося сегментом ногочелюстей, дает 0,5 мм, т. е. по длине этот отдел в точности отвечает длине мезодермального зачатка эллиптического зародышевого пятна и длине первичной бороздки (фиг. 12). Поэтому далее мы будем называть головной и челюстной отделы областью или отделом первичной бороздки.

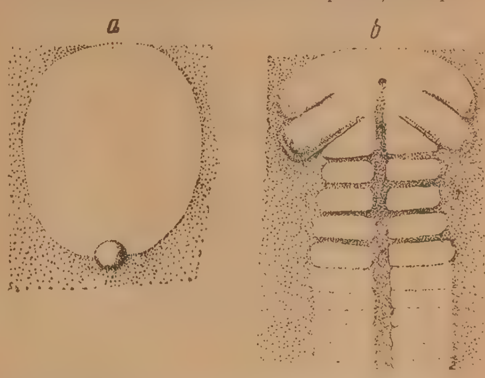
Почти вся зародышевая полоска, лежащая позади области первичной бороздки, возникает из зоны нарастания. Образование ее идет интенсивной и быстрой пролиферацией клеток и начинается в заднем краю эллиптической области первичной бороздки. Но сама пролиферация идет в зоне нарастания совершенно иначе, чем в первичной бороздке. Здесь клетки эмигрируют из наружного слоя широкой полосой и в очень большом количестве; митозы тоже распределены широко, хотя и преобладают по сторонам от срединной линии. Однако клетки при своей миграции не сдвигаются предварительно к срединной линии, а оттуда в полость тела, как это имеет место в первичной бо-



Фиг. 11. Зародыш Rhysida с полным разделением переднего отдела на антеннальный и следующие за ним 5 сегментов; *п. а.* — прэантенны; *р. о.* — стомодэум, отвечающий переднему концу бывшей здесь передней бороздки; *ик.* — интеркалярный сегмент; *мд.* — мандибулярный; *мс. 1* — сегмент первых максилл; *мс. 2* — сегмент вторых максилл; *нг.* — сегмент ногочелюстей

роздке, а каждая непосредственно из своего исходного положения в наружном слое мигрирует в бластоцель (фиг. 13, 14).

Другой особенностью мигрирующих клеток в зоне нарастания является следующее. Желточная энтодерма в этой области очень бедна ядрами, на разрезе их попадается одно или два, несмотря на интенсивность пролиферации клеток. Следовательно, в зоне нарастания не образуется клеток вторичной желточной энтодермы, и весь мигрирующий материал остается в полости тела, т. е. представляет собою исключительно мезодерму.

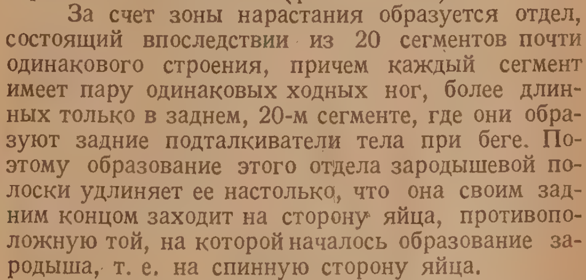


Фиг. 12. Общий вид эллиптического зародышевого пятна (*a*) и образующейся из него части сегментов зародышей полоски (*b*) при одинаковом увеличении

Зона нарастания возникает в виде поперечной полосы во всю ширину зародышевой полоски, но в продольном направлении она занимает довольно короткий участок последней, т. е. только опоясывает заднюю часть зародыша. По мере дальнейшего развития этот пояс постепенно смещается назад, оставляя впереди себя постепенно удлиняющуюся зародышевую полоску, которая на всем своем протяжении сохраняет одинаковую ширину. Вследствие интенсивной пролиферации клеток в зоне роста, последняя обыкновенно бывает заметна в виде белого поперечного пояса в заднем конце зародышевой полоски (фиг. 15 и 16).



Фиг. 15. Общий вид зародышевой полоски во время деятельности зоны нарастания Rhysida. Передний отдел разделился на антенны и 5 следующих за ними сегментов; в задней части позади зоны нарастания появилось впячение проктодеума



За счет зоны нарастания образуется отдел, состоящий впоследствии из 20 сегментов почти одинакового строения, причем каждый сегмент имеет пару одинаковых ходных ног, более длинных только в заднем, 20-м сегменте, где они образуют задние подталкиватели тела при беге. Поэтому образование этого отдела зародышевой полоски удлиняет ее настолько, что она своим задним концом заходит на сторону яйца, противоположную той, на которой началось образование зародыша, т. е. на спинную сторону яйца.

Вскоре после начала деятельности зоны нарастания половой зачаток, все более и более отодвигающийся назад, становится мало заметным, так как клетки его изменяют свою группировку и расходятся в виде почти однослойного скопления клеток, не плотно прилегающих друг к другу (фиг. 17).

Так как к концу деятельности зоны роста задний конец полоски заходит на дорзальную сторону яйца, то вместе с тем на дорзальную сторону передвигается и половой зачаток.

Только после того, как почти закончится деятельность зоны роста и возникший из нее отдел зародыша примет вид длинной зародышевой полоски, начинается сегментация этого отдела, которая происходит почти одновременно на всем протяжении, хотя все же можно отметить неотчетливо выраженную тенденцию к сегментации, начиная спереди кзади. Обыкновенно начало сегментации отдела зоны роста происходит сначала почти во всей передней половине его, а затем во всей задней (фиг. 18).

Образованием зародышевой полоски из зоны роста не заканчивается образование всей зародышевой полоски и всех сегментов. На сагиттальных разрезах зародыша еще во время раннего и очень интенсивного периода деятельности зоны роста на расстоянии около 0,2 мм позади этой зоны возникает новый очаг пролиферации, который постепенно отодвигается назад по мере вырастания в длину зародышевой полоски, причем расстояние между обоими пролиферирующими участками остается неизмененным (фиг. 19).



Фиг. 16. Задняя часть зародышевой полоски в конце деятельности зоны нарастания Rhysida

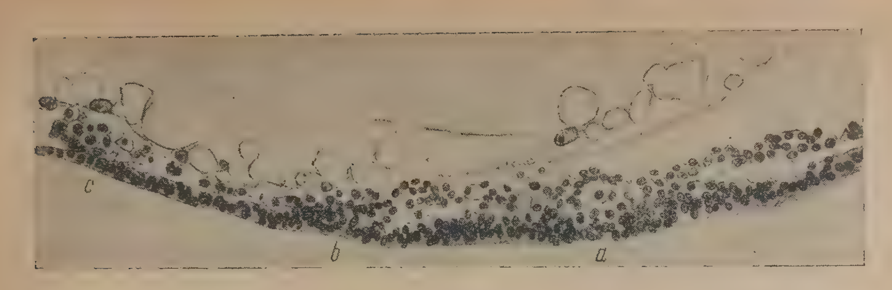
Мне не удалось установить, с самого ли своего возникновения этот новый очаг пролиферации клеток удален от зоны роста, или он отделяется только постепенно и, следовательно, сначала составляет часть зоны роста. Но если имеет место последнее положение, то во всяком случае сам процесс отделения заднего очага от зоны роста происходит, вероятно, очень быстро, так как мне на продольных разрезах через различные фазы зоны роста ни разу не удалось увидеть постепенного обособления и отодвигания назад от зоны этого нового очага. Однако в пользу этой возможности говорит то, что до его образования расстояние между зоной роста и половым зачатком равняется 0,2 мм, а новый задний очаг пролиферации находится на таком же расстоянии от полового зачатка в 0,2 мм, т. е. лежит на середине расстояния от зоны роста до полового зачатка, так как и от зоны роста он также удален на 0,2 мм.

Этот новый центр пролиферации лежит на срединной вентральной линии в виде круглого пятнышка, поперечник которого (0,1 мм) гораздо меньше поперечника зародышевой полоски (0,7 мм). Миграция клеток происходит здесь, следовательно, в очень узком участке поверхности, чем она становится похожей на пролиферацию в зоне первичной бороздки передних сегментов. Но так же, как в зоне роста, из этого центра пролиферации возникают на ранних стадиях его деятельности только мезодермальные клетки, которые распространяются вперед до тех мезодермальных клеток, которые возникают в зоне роста зародышевой полоски. В таком виде остается этот центр пролиферации очень недолго, и на ближайших следующих стадиях центральная часть этого пятна образует хорошо заметное круглое впячение (фиг. 20).

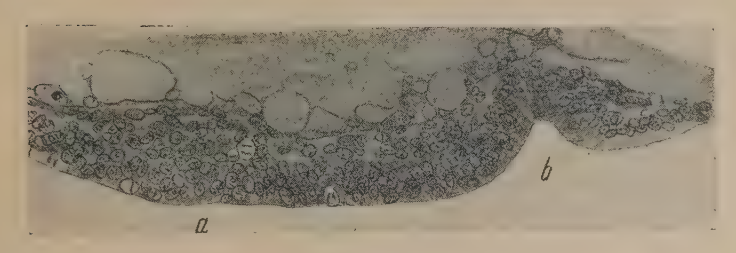


Фиг. 18. Вполне развившаяся зародышевая полоска Rhysida на стадии закладки конечностей во всей передней ее половине. Интеркалярный сегмент снаружи незаметен; самым крупным сегментом является сегмент ногочелюстей (*н. ч.*), за которыми следуют меньших размеров конечности сегментов, возникших в зоне роста; кпереди от ногочелюстей конечности постепенно уменьшаются в размерах

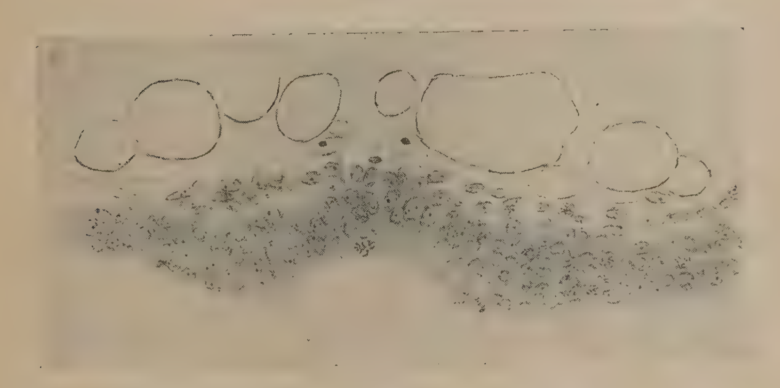
Синцитиальный наружный слой, образующий стенки и дно этого впячения, очень сильно утолщается и становится многорядным; в нем обособляются друг от друга высокие и узкие клетки с хорошо заметными границами между ними. Часть этих клеток впячения продолжает выклиниваться и уходит в бластоцель (фиг. 20, 21 и 22). При этом боковые и передняя стенки впячения дают таким путем новые



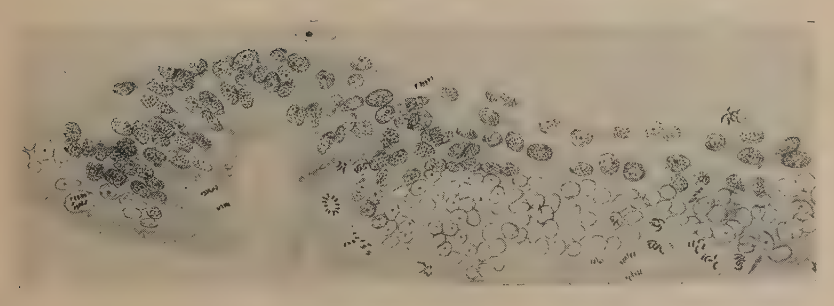
Фиг. 19.



Фиг. 20.



Фиг. 21.



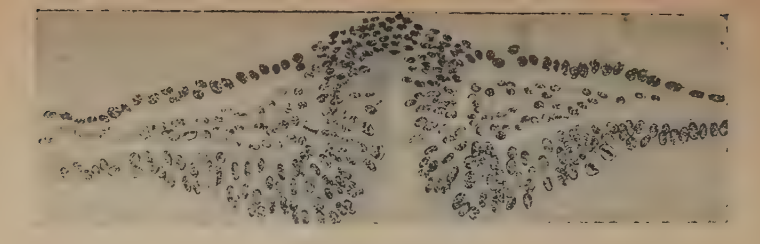
Фиг. 22.

Фиг. 19. Сагиттальный разрез через заднюю часть зародыша Rhysida; видны: зона нарастания (*a*), проктодеальная зона пролиферации (*b*) и половой зачаток (*c*)

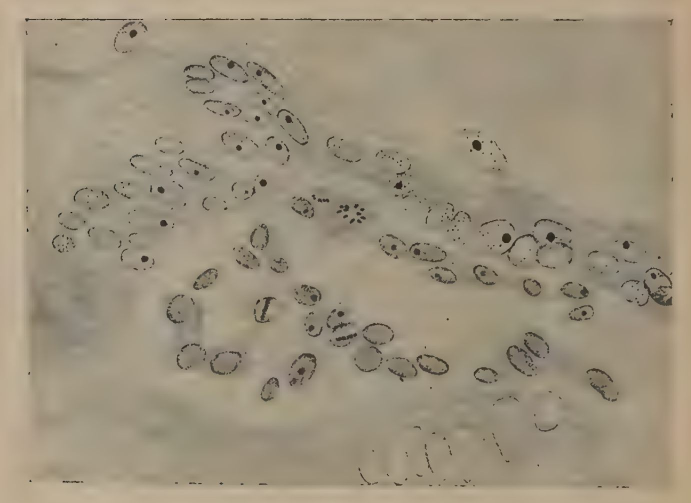
Фиг. 20. Сагиттальный разрез через зону нарастания (*a*) и проктодеальное впячение (*b*) Rhysida

Фиг. 21. Поперечный разрез через проктодеальное впячение Rhysida в начале его образования

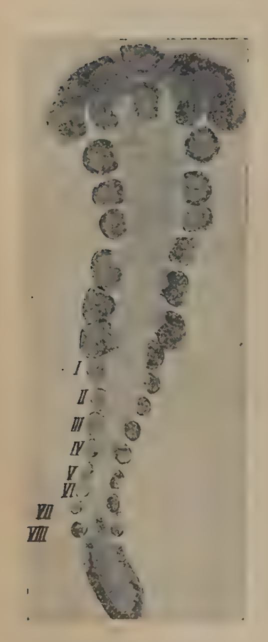
Фиг. 22. Поперечный разрез через проктодеальное впячение Rhysida на несколько более поздней стадии его образования



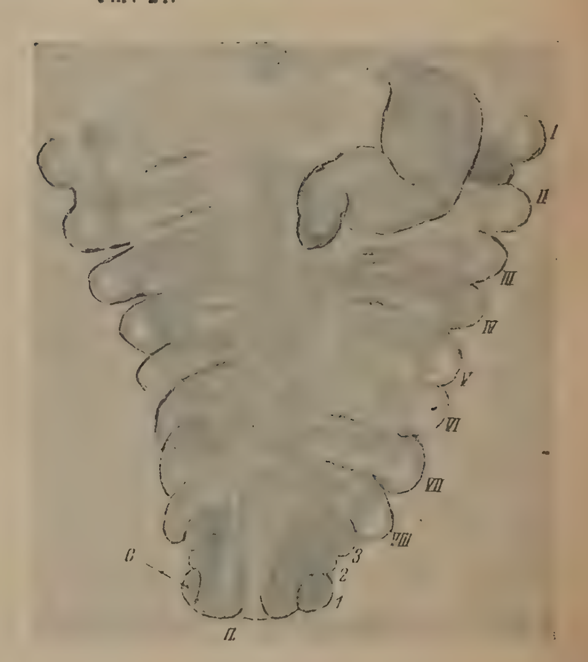
Фиг. 23.



Фиг. 24.



Фиг. 34.



Фиг. 35.

Фиг. 23. Поперечный разрез через проктодеальное впячение Rhysida на стадии формирования кишечной пластинки

Фиг. 24. Часть разреза, изображенного на фиг. 23, при большем увеличении

Фиг. 34. Зародыш саранчи Schistocerca gregaria на стадии зачатков конечностей на всех сегментах, кроме трех задних, представляющих еще собою сплошной отдел в области проктодеума

Фиг. 35. Сегменты абдомена саранчи Locusta migratoria на стадии сегментации проктодеального отдела. *1, 2, 3* — сегменты этого отдела; *a* — отверстие проктодеума, *c* — зачатки cerci; *I—VIII* — сегменты абдомена зоны нарастания

клетки мезодермы (фиг. 20), а из дна впячения и задней его стенки отделяются клетки, слагающиеся постепенно в особый слой, близко прилегающий к желточной энтодерме. Сначала этот слой состоит из разрозненных элементов, хотя и располагающихся в одной плоскости (фиг. 22), а затем, по мере выклинивания новых клеток со дна впячения, слой принимает характер сплошной эпителиальной пластинки, которая сохраняет связь со дном впячения и пополняется его клетками (фиг. 23 и 24). Эта эпителиальная пластинка, одной своей стороной плотно прилегающая к желточной эпидерме, представляет собою кишечную энтодерму, т. е. зачаток дефинитивного кишечника взрослой сколопендры, который быстро растет вперед и образует сплошную продольную пластинку, в конце концов доходящую до переднего конца зародыша. Само впячение становится проктодеумом, который на более поздних стадиях глубоко вдается в бластоцель (фиг. 23), причем дно его постепенно расходует свои клетки на образование кишечной энтодермы и сильно утоньшается.

Этот самый задний зачаток, дающий мезодерму и энтодерму, мы будем в дальнейшем называть проктодеальным зачатком. По положению своему у срединной линии и по тому, что он дает и энтодерму и мезодерму, он имеет полное сходство с зачатком в области первичной бороздки передних сегментов, и так же, как и там, при миграции клеток из проктодеального зачатка передние части его дают мезодерму, а энтодерма образуется только под конец и из задней части зачатка. Различие между зачатком первичной бороздки и проктодеальным зачатком выражается, главным образом, в следующих трех моментах: 1) в области первичной бороздки появляется, кроме мезодермы, только желточная, т. е. провизорная энтодерма, в проктодеальном же зачатке возникает, кроме мезодермы, только кишечная, дефинитивная энтодерма; 2) проктодеальный зачаток несколько отодвинут от зоны роста, которая впереди тесно примыкает к первичной бороздке, и 3) проктодеальный зачаток шире первичной бороздки и имеет дисковидную форму, а вместо бороздки имеет круглое впячение. Последнее отличие имеет, однако, особое значение, так как проктодеальный зачаток нужно рассматривать как задний конец первичной бороздки, расширенный в проктодеальное впячение.

Одновременно с проктодеальным впячением, иногда даже несколько позже его, в переднем конце зародыша, в том месте, где находился передний конец первичной бороздки, появляется впячение стомодеума, которое нужно рассматривать как расширенный передний конец первичной бороздки, появляющийся с запозданием, т. е. тогда, когда первичная бороздка в переднем отделе уже совсем исчезает и вся она уже утрачивает свою пролиферационную способность. Очевидно, что это отличие развития стомодеума от такового проктодеума стоит в связи с тем, что проктодеум с самого своего появления связан с зачатком дефинитивной энтодермы или средней кишки, а стомодеум не связан с нею, так как в его области первичная бороздка дает только провизорную часть энтодермы. Тем не менее стомодеум и проктодеум появляются как расширение на концах первичной бороздки.

Та мезодерма, которая возникает из проктодеального зачатка, так же, как и вся остальная мезодерма зародыша, дает определенное число сомитов, которые образуются из нее на участке в 0,2 мм, отделяющем проктодеальный зачаток от зоны роста. Здесь всегда образуется три пары сомитов, т. е. сомит анального сегмента и два, лежащие впереди него. Начиная счет с сегмента антенн, это будут Rhysida 26, 27 и 28-й сегменты, начиная же счет с первой пары ходных ног, это будут 21, 22 и 23-й.

Эти три задние сегмента мало заметны у взрослой Rhysida, так как находятся позади задней пары ходных ног (на 25-м сегменте) и сильно укорочены. У поздних зародышей Scolopendra, у которых их впервые описал Геймонс, они хорошо заметны, хотя и развиты несравненно слабее, чем сегменты всех ходных пар ног. Как сами 20 сегментов ходных пар, так и их конечности развиты почти одинаково на всем протяжении тела, замечается только слабое уменьшение их размеров к заднему концу, причем 20-я пара ног развита заметно сильнее, чем лежащие впереди нее. Задние же три сегмента резким уступом суживаются на границе с сегментами зоны роста; и в то время, когда в зачатках ходных ног

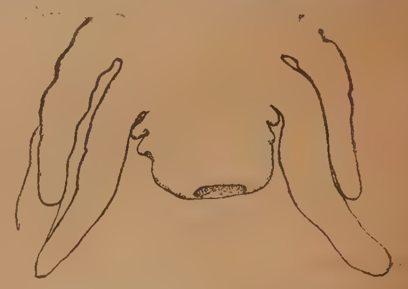
уже намечается членистость, конечности на 26 и 27-м сегментах имеют вид очень маленьких и простых бугорков, а на анальном сегменте совсем отсутствуют (фиг. 25). При дальнейшем развитии зачатки этих конечностей не растут и сохраняют вид небольших бугорков и тогда, когда впереди лежащие ножки достигают полной расчлененности и той длины, которая им свойственна при выходе зародыша из яйца (фиг. 26); в постэмбриональном периоде три задних сегмента несколько вырастают, причем на 26-м сегменте зачатки превращаются в пару styli, а на 27-м вырастают в направленные назад половые придатки, так как на этом сегменте находится выводное отверстие половых протоков и сам сегмент становится генитальным сегментом, 26-й сегмент становится прэгенитальным, а 28-й превращается в telson с анальным отверстием и аданальными лопастями по бокам.



Фиг. 25. Задний конец зародыша Rhysida по окончании бластокинеза

Хотя проктодеальный зачаток начинает пролиферировать значительно позже, чем зона нарастания, но образование проктодеального впячения и сформировывание трех задних сомитов заканчивается значительно раньше, чем пролиферация клеток и образование новых сегментов в зоне роста. Запаздывание возникновения проктодеального зачатка обусловлено, с одной стороны, общей последовательностью возникновения первичной бороздки, начиная спереди кзади, с другой стороны — рудиментацией производных этого зачатка.

Те неясности, которые имеются в монографии Геймонса относительно начального формирования зародышевой полоски, являются следствием значительной сложности образования зачатков, которое происходит в трех различных центрах пролиферации: первичная бороздка, зона роста и проктодеальный зачаток. Тот способ пролиферации мезодермы, который Геймонс описал как общий для возникновения мезодермы на протяжении всей зародышевой полоски и который состоит в парной закладке мезодермы и миграции ее широкой полосой без каких-либо следов первичной бороздки, имеет место только в зоне нарастания; про этот способ правильнее сказать, что он дает значительное большинство сомитов ($^3/_5$ всего числа), однако, не все.



Фиг. 26. Задний конец зародыша Rhysida в конце эмбрионального развития

Для ранних стадий закладки зародышевой полоски Scolopendra Геймонс описывает появление cumulus primitivus, т. е. места усиленной иммиграции клеток к желтку, и считает cumulus ранним зачатком образования мезодермы. Рисунки, иллюстрирующие этот процесс, у Геймонса слишком схематичны, но те из них, которые относятся к очень ранним стадиям (табл. V, рис. 39 и 42) по расположению клеток и значительному внедрению всего зачатка в желток, говорят о том, что этот cumulus primitivus у Scolopendra есть только половой зачаток; на несколько же более поздних стадиях с хорошо развитой бластодермой (табл. V, рис. 34) cumulus Scolopendra похож по своей ширине на зачаток мезодермы Rhysida в той части его, которая возникает в области первичной бороздки, хотя существование первичной бороздки Геймонс отрицает.

Кроме образования мезодермы и желточной энтодермы на середине вентральной стенки зародышевой полоски, Геймонс считает, что с течением развития и образования бластодермы этот процесс распространяется во все стороны яйца и одни из мигрирующих в различных частях поверхности яйца клетки присоединяются к желточной энтодерме, другие в полости тела дают отдельные клетки «мезенхимы». Мне у Rhysida не приходилось встречать картин несомненного выклинивания клеток из периферической части зародышевой полоски. В отношении же возможности иммиграции клеток вне зародышевой полоски могу только указать, что у описываемой мною сколопендры с Явы бластодерма охватывает весь желток только на довольно поздних стадиях развития, когда всякая миграция клеток из бластодермы закончена.

У Scolopendra dalmatica и Sc. cingulata Геймонс описал также чрезвычайно своеобразное начало сегментации зародышевой полоски, раньше всего наступающей приблизительно на середине полоски. Хотя ни Зограф у Geophilus, ни другие авторы эмбриологических исследований по Chilopoda не наблюдали такой последовательности образования первых сегментов, да и по моим наблюдениям над Rhysida первыми появляются сегменты головы, а затем сегментация распространяется назад, я считаю обособление первыми не передних, а позади их лежащих сегментов возможным, но, вероятно, у описываемых Геймонсом видов первыми появляются все-таки не средние сегменты, а шестой и два-три последующих сегмента, т. е., другими словами, в этом случае сегментация части, возникающей из зоны нарастания, начинается раньше, чем сегментация передней части, возникающей в области первичной бороздки. Высказываю такое предположение на том основании, что изображаемые Геймонсом на его рисунках стадии (табл. II, рис. 8 и 12) являются еще далеко не закончившими своего удлинения зародышевыми полосками, т. е. полосками на ранних стадиях их формирования, а в таких зародышах область, занимаемая передними пятью сегментами, равна по длине области, занимаемой всеми остальными, успевшими возникнуть на этой стадии сегментами.

В отношении дальнейшего развития я в исследованных мною вопросах могу только подтвердить сделанные Геймонсом наблюдения. Имеются также некоторые отличия в деталях, связанные, повидимому, с некоторыми особенностями Rhysida, имеющей, например, только 20 пар ходных ножек, а не 21, как у исследованных Геймонсом Scolopendra. Другим отличием является образование у Scolopendra cingulata бластодермы на всей поверхности яйца, а не только на той стороне, где появляется зародышевый диск. Впрочем и Геймонс отмечает, что образование зародышевого пятна (Keimstelle) не связано с образованием бластодермы, так как клетки последней выходят на поверхность в различных точках поверхности яйца и зародышевое пятно представляет собою только тот участок, где выход клеток бывает наиболее интенсивным и сплошным.

У Rhysida immarginata яйцо почти вдвое меньше, чем у Sc. cingulata или Sc. dalmatica, что, вероятно, связано с разницей в размерах самих животных, а не с большей или меньшей концентрацией желтка. Поэтому возможно, что у Rhysida желток более концентрирован, чем у Sc. cingulata, и от этого зависит и то, что мне не удалось видеть во время дробления желточных пирамид, описанных Геймонсом для Sc. cingulata и впервые Зографом для Geophilus. Даже у исследованных Геймонсом видов желточные пирамиды выражены не одинаково ясно, у Sc. cingulata яснее, чем у Sc. dalmatica.

Описанный Геймонсом прэантеннальный сегмент и у Rhysida выражен очень отчетливо как особое расширение зачатка головного мозга, а на более ранних стадиях (в начале деятельности зоны роста зародышевых полосок) в этой области, т. е. несколько впереди уровня ротового впячения, появляется, но уже на следующих же стадиях исчезает пара небольших бугорков, повидимому, представляющих собою прэантенны (фиг. 11 *п. а.*); по виду и по положению они очень напоминают пару прэантенн, описанных Wiesmann у Carausius. Однако описанных Геймонсом прэантеннальных целомов мне не удалось найти.

Антенны закладываются позади уровня ротового отверстия в виде косо направленных назад выступов эктодермы с хорошо выраженной целомической

полостью; им на более ранних стадиях отвечает особое расширение зародышевой полоски у переднего конца первичной бороздки. За ними следует интеркалярный сегмент, при своем появлении вдвинутый в виде треугольника между косыми задними краями зачатка антенны. На более поздних стадиях развития он сильно уменьшается, так что зачатки мандибул (следующего за ним сегмента) довольно близко подходят к антеннам. Интеркалярный сегмент яснее выражен у Rhysida, чем у Sc. cingulata по рисунку Геймонса.

Половой зачаток описан Геймонсом только уже на поздних эмбриональных и постэмбриональных стадиях в виде пары генитальных целомов в задней части тела; эти целомы смещаются на дорзальную сторону в виде пары сближенных между собою трубок, внутри которых появляются половые клетки. Однако по рисункам Геймонса можно заключить, что половой зачаток и у Sc. cingulata возникает очень рано, в начале образования зародышевой полоски, но истолкован им как зачаток этой последней. Мною не прослежены еще полностью дальнейшие изменения раннего полового зачатка и перемещение его в то положение, которое он занимает в конце развития. Можно было только констатировать, что половой зачаток лежит у заднего конца зародышевой полоски и постепенно по мере роста последней смещается вместе с ее задним концом все дальше назад; так как при достижении зародышевой полоской полного развития и максимального протяжения ее на поверхности яйца задняя часть полоски переходит на дорзальную сторону, то здесь же лежит тогда и половой зачаток, принимающий в это время вид разрозненных и лежащих в один слой клеток. При бластокинезе, когда зародышевая полоска продольно расщепляется и половинки ее сгибаются пополам и задний конец полосок возвращается на вентральную сторону яйца, половой зачаток остается на дорзальной стороне. Пока еще не выяснено только, каким образом половой зачаток или скопление первичных половых клеток попадает в генитальный целом.

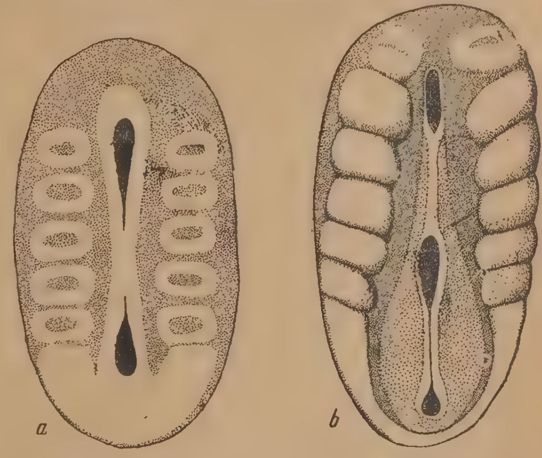
Развитие Chilopoda и Onychophora

В сделанном нами описании закладки и развития зародышевых полосок, их энтодермы и мезодермы у сколопендры следует, что процесс этот идет у Chylopoda довольно сложно, причем возникают одна за другой в последовательности спереди назад три различные по характеру области пролиферации мезодермы: первичная бороздка, зона роста и проктодеальный зачаток. Особенно отличается средняя зона от переднего и заднего зачатков тем, что в ней образуется только мезодерма и пролиферация ее идет почти во всю ширину полоски, тогда как в первичной бороздке и проктодеальном зачатке пролиферируются и энтодерма и мезодерма только у самой срединной вентральной линии зародыша. Если восстановить всю ту линию, вдоль которой последовательно возникают очаги, пролиферирующие и мезодерму и энтодерму, то такая схема дает картину длинной узкой полоски со слабо выраженной бороздкой, которая начинается на месте будущего ротового отверстия, проходит вдоль антеннального и 5 следующих за ним сегментов, прерывается в зоне роста, продолжается на протяжении трех задних сегментов и заканчивается небольшим расширением на месте анального отверстия и проктодеума так же, как спереди она расширяется в ротовое отверстие. Процесс постепенного появления всех участков этой пролиферационной полоски перед появлением анального отверстия и трех задних сегментов прерывается образованием зоны роста с исключительно мезодермальными производными, и возникающие из этой зоны 20 сегментов, или, точнее говоря, участок несегментированной еще зародышевой полоски, отвечающий этим сегментам, вдвигается между передним и задним участками первичной бороздки и далеко отодвигает проктодеальный зачаток назад.

Вся первичная бороздка от ротового до анального отверстия может быть рассматриваема как прямой, щелевидный бластопор, расширенный на концах и на всем своем протяжении пролиферирующий мезодерму и энтодерму. Раньше появления заднего конца бластопора средние края его начинают смыкаться, и в задней части сомкнувшихся его краев возникает зона роста, которая, следо-

вательно, не лежит на самом заднем конце зародыша и тем не менее телобластически продуцирует большую часть туловищных сегментов.

Такую схему зародышевых полосок Chilopoda достаточно точно иллюстрирует фиг. 27, на которой бластопор, или первичная бороздка, проходит вдоль передних 5 сегментов и заканчивается на уровне 5-го сегмента расширением, подобным лежащему на переднем конце ротовому расширению; но это расширение на уровне 5-го сегмента не является еще задним концом первичной бороздки, так как последняя позади него продолжается назад и заканчивается третьим расширением, которое лежит на заднем конце бороздки и отвечает анальному отверстию. В промежутке между средним и анальным расширением бластопора образуются все последующие сегменты, по мере образования которых анальное расширение отодвигается назад и тело зародыша значительно удлиняется.



Фиг. 27. Две ранние стадии развития зародышевой полоски у Peripatus capensis (из Бальфура)

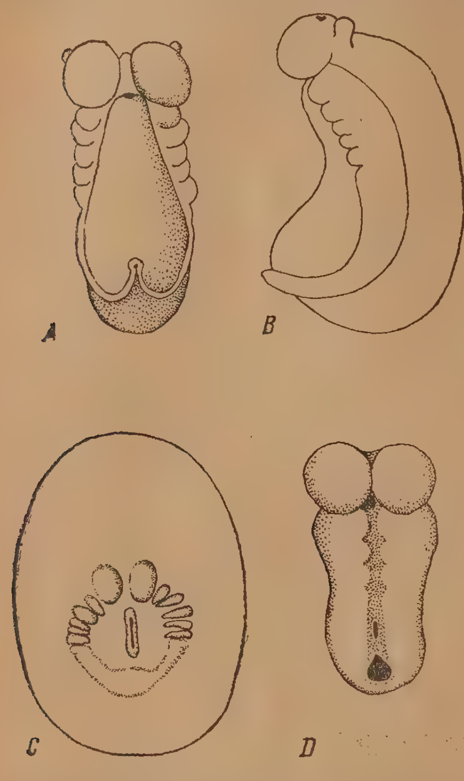
Взятый для иллюстрации схемы зародышевых полосок Chilopoda рис. 27 есть не что иное, как один из рисунков Бальфура, изображающий зародышевые полоски у Peripatus capensis (Balfour, 1883, рис. 37) на стадии, названной им «личинкой» или стадией Д. Все три расширения бороздки суть фактические отверстия бластопора, ведущие в полость кишечника у зародыша этого вида Peripatus. Этот рисунок Бальфура по изображенным на нем деталям стоит несколько особняком среди остальных его рисунков в той же его статье и в некоторых других его статьях, а также приводимых в сводках по развитию Onychophora; на всех этих рисунках изображено только два отверстия бластопора, причем отверстие, отвечающее среднему отверстию, на рис. 27 обозначается как заднее, или анальное, отверстие, хотя оно и лежит на уровне 5-го сегмента.

Коршельт и Гейдер еще в первом издании своего «Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte» (1890) указывали на трудность согласовать это последнее толкование с соотношениями на более поздних стадиях. Так как при этом приходится считать, что зона нарастания туловищных сегментов расположена позади анального отверстия, то непонятно, каким образом анальное отверстие оказывается лежащим в заднем туловищном сегменте. Рисунок же 37-й Бальфура вполне объясняет это затруднение, так как из него видно, что среднее отверстие не есть анальное отверстие, а только расширение щели бластопора впереди того места, где образуется зона роста; анальное же отверстие возникает несколько позже, после того, как началась уже деятельность зоны нарастания, лежит позади этого последнего и, следовательно, перемещается все дальше назад по мере разрастания производных зоны роста. Среднее отверстие, несомненно, лишь временное образование, исчезающее на более поздних стадиях.

Существование переднего, среднего и заднего расширений бластопора отмечено также у южноамериканского Peripatoides Edwardsi (фиг. 28, *D*), развивающегося с плацентой (Kennel, 1885 и 1886). Правда, и Кеннель считает среднее отверстие анальным, а заднее временным расширением бластопора, очевидно, по аналогии с P. capensis, но в таком случае анальное отверстие опять-таки оказывается лежащим не на заднем конце зародыша, а на уровне 5-го сегмента. Вероятно, и здесь среднее отверстие лишь временное образование, анальное же отверстие возникает из заднего.

У Peripatoides novae-zealandiae, развивающегося из богатых желтком яиц, среднего отверстия вообще нет, и анальное отверстие с самого начала находится на заднем конце зоны нарастания (фиг. 28, *A* и *B*).

В богатых желтком яйцах Peripatoides novae-zealandiae и P. weldoni боковые края щелевидного бластопора сначала дают клетки, покрывающие желток на дне бластопора и представляющие собою энтодерму (желточную); при дальнейшем утолщении краев бластопора или вентральной бороздки из них образуется мезодерма, несомненно, дающая 5 передних сомитов; что же касается остальных сомитов, лежащих позади первоначальной щели бластопора, то относительно возникновения их мезодермы данных нет, но, несомненно, они возникают не из краев бластопора.



Фиг. 28. Зародышевые полоски различных Onychophora. *A* — Peripatoides novae-zealandiae с вентральной стороны (из Шельдона); *B* — то же с левой стороны; *C* — Peripatopsis moseleyi (из Бувье); *D* — Peripatus edwardsii (из Кеннеля)

У P. capensis по Седжвику мезодерма возникает позади бластопора и для образования передних сомитов продвигается при этом вперед, в область бластопора; по Бальфуру же она возникает у P. capensis в виде целомических карманов по сторонам бластопора.

По Эвансу у Eoperipatus weldoni мезодерма, подобно описанию Седжвика, возникает позади бластопора по сторонам не связанной с бластопором слабой бороздки; отсюда мезодерма продвигается вперед в область бластопора и здесь разделяется на сомиты. Возникновение мезодермы по сторонам срединной линии сходно с соответственным процессом у Scolopendra по Геймонсу и с образованием ее в зоне роста у Rhysida по моим наблюдениям. Но выдвигание мезодермы от заднего зачатка вперед для образования 5 пар сомитов нам кажется и недоказанным и мало вероятным; ни у каких других животных целомические мешки так не возникают, так как, согласно сказанному вначале, разрастание зародышевой полоски и в особенности мезодермальных полосок происходит путем удлинения их назад, а не выдвигания вперед, — передние сомиты образуются раньше всего и раньше начинают дифференцироваться.

Наконец, у P. edwardsii (по Кеннелю) и P. imthurni (по Склятеру), вследствие отсутствия желтка и развития с плацентой, бластопор не имеет вида щели и представляет собою ту срединную вентральную линию, где возникают миграцией клетки энтодермы и мезодермы (фиг. 29). Этим признаком, а также отсутствием хорошо выраженной щели бластопора, бластопор или первичная бороздка P. edwardsii приобретают особенно большое сходство с образованием энтодермы и мезодермы в первичной бороздке Rhysida. Но так как у этого вида Peripatus в яйце нет желтка, то из первичной бороздки возникает не желточная, а кишечная энтодерма, совместно с мезодермой, причем миграция клеток внутрь зародыша происходит из слабо вдавленной продольной бороздки.

Некоторые противоречия в данных различных авторов относительно места

возникновения мезодермы и энтодермы у различных представителей Onychophora отчасти зависят от большого разнообразия развития их в зависимости от количества желтка и специальных способов питания зародыша, отчасти же и от неполноты исследования этих экзотических животных. Во всяком случае есть указания в описаниях различных авторов на то, что мезодерма и энтодерма возникают из боковых краев бластопора, которым отвечает первичная бороздка сколопендры, и на то, что мезодерма возникает позади этого бластопора или первичной бороздки, чему соответствует зона роста у сколопендры. Гистологическое исследование закладки пластов у представителей Onychophora проведено почти исключительно на более ранних стадиях развития, т. е. на стадиях образования передних сегментов, в отношении же возникновения мезодермы в остальных сегментах туловища данных очень мало, хотя почти все авторы говорят о существовании зоны роста. Последняя же уже вследствие отсутствия в ней щели бластопора или бороздки, несомненно, пролиферирует мезодерму иначе, чем область щели бластопора, и не может пролиферировать энтодермы. А в таком случае описанный выше для сколопендры двоякий способ закладки сомитов становится типично сходным с таковым у Onychophora.



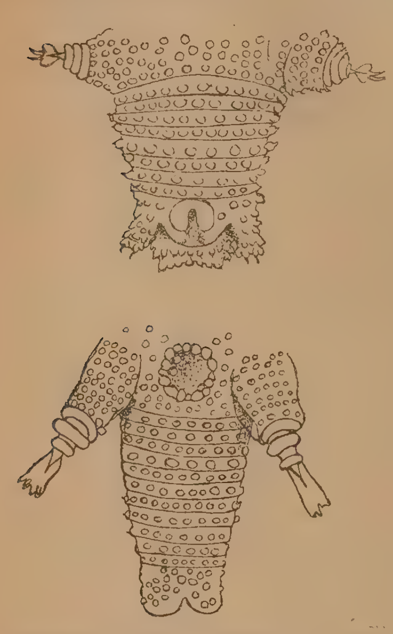
Фиг. 29. Поперечный разрез через зародыш Peripatus edwardsii (из Кеннеля)

В описаниях развития различных представителей Onychophora отсутствуют специальные данные о существовании у них проктодеального очага пролиферации мезодермы и энтодермы, существующего у Rhysida и дающего, кроме проктодеума и заднего зачатка энтодермы, три мезодермальных сомита, последний из которых лежит в анальном сегменте и способствует образованию анальных лопастей. У сколопендр эти три сегмента рудиментаризированы и по размерам являются сильно отстающими в развитии, тогда как впереди лежащие сегменты развиты вполне одинаково, т. е. не представляют картины постепенной деградации их размеров по направлению к заднему концу. У Peripatus три задние сегмента тела заметно меньше впереди лежащих, и, кроме того, у некоторых видов или на них на всех отсутствуют конечности, или их нет только на предпоследнем, а другие два снабжены относительно маленькими придатками (фиг. 30).

Наиболее бросающейся в глаза чертой, говорящей об однотипности формирования зародыша Chilopoda и Onychophora, служит та их особенность, что у первых в области первичной бороздки, а у Peripatus в области соответствующей этой бороздке щелевидной части бластопора возникает всегда 5 сомитов и сегментов, не считая сегмента антенн. Об этом числе у сколопендры мы уже говорили выше, у Onychophora же, независимо от того, с каким количеством желтка и как развивается зародыш, все авторы изображают на рисунках пять сегментов в области щелевидного бластопора. Число их у Peripatus может быть меньше только на более ранних стадиях, так как образование их не у всех видов происходит одновременно. Так, у P. capensis при образовании передних 5 сомитов появляется сначала три, затем пять, причем последовательность их возникновения сзади кпереди; у P. edwardsii они также появляются не одновременно, но в последовательности спереди назад.

После появления передних 5 сегментов и у Onychophora и у Rhysida наступает пауза, во время которой вырастает продолжение зародышевых полосок в виде сплошных, не сегментированных пластинок; сегментация этой части полоски наступает или после того, как полоска закончит свой рост в длину (Peripatoides novae-zealandiae по Шельдону), или раньше этого момента, но во

всяком случае гораздо позже появления первых 5 сегментов; она начинается с переднего участка обособлением 6-го сегмента и настолько быстро распространяется к заднему концу, что при дальнейшем развитии все образующиеся в зоне роста сегменты находятся на одинаковой стадии формирования. Поэтому у Onychophora, как и у сколопендры, чаще всего встречаются или стадии с 5 передними сегментами и с более или менее длинной несегментированной полоской позади их, или стадии уже с полным комплектом сегментов.



Фиг. 30. Задние сегменты тела Peripatus (из Седжвика)

Вместе с 5 передними сегментами появляется у сколопендры и сегмент антенн в одном ряду с ними, так что всего образуется здесь шесть сегментов и шесть пар целомов. При этом, хотя антенны и закладываются позади ротового отверстия, они, как сказано было выше, все же возникают из особого второго расширения передней части зародышевой полоски. Отчасти по этой причине мы при перечислении сегментов области первичной бороздки сколопендры называли антеннальный сегмент отдельно от 5 следующих за ним. Кроме того, Снодграссом (1938) было высказано вполне вероятное предположение, что антеннальный сегмент средней своей частью занимает все-таки прэоральное положение, а посторальное положение самих антенн объясняется тем, что этот сегмент дугообразно изогнут и концами своей дуги, где возникают антенны, он заходит за уровень ротового отверстия.

Кроме того, невключение антеннального сегмента в группу 5 передних сегментов облегчает сравнение с Onychophora, у которых антенны занимают иное положение и поэтому они или не гомологичны антеннам Myriapoda и Insecta, или гомологичны им, только применяя толкования Снодграсса и предполагая, что антенны последних возникают из задних концов дугообразного зачатка, а антенны Onychophora из того же зачатка, но из передней предротовой его части. У зародыша Onychophora они появляются на дорзальной стороне головы и теснее соединены с головными лопастями, чем с зародышевой полоской.

Chilopoda и Diplopoda

Относительно эмбрионального развития Diplopoda имеются в литературе только два достаточно полных исследования, произведенных на двух различных представителях, именно: Лигнау над Polydesmus abchasius (1911) и Пфлюгфельдер (Pflugfelder) над Platyrrhacus amauros (1932). Выводы Лигнау и Пфлюгфельдера относительно способа возникновения мезодермы и энтодермы расходятся. Так, Лигнау описывает возникновение энтодермы отщеплением на всем протяжении зародышевой полоски, по Пфлюгфельдеру же энтодерма возникает у дна рано появляющегося стомодеального впячения. При этом по Лигнау описываемым им образом возникает кишечная энтодерма, желточная же образуется из оставшихся в желтке ядер, а по Пфлюгфельдеру кишечная и желточная энтодермы не различаются так заметно, и зачаток энтодермы у стомодеума по строению представляет собой кишечную энтодерму, хотя по особенностям протоплазмы ее клеток, на мой взгляд, больше напоминает желточную энтодерму; надо добавить, что по Пфлюгфельдеру значительная часть кишечника возникает разрастанием энтодермы стомодеума и проктодеума. Мезодерма, по Лигнау и Пфлюг-

фельдеру, возникает единообразно на всем протяжении зародышевой полоски. Ни у Лигнау, ни у Пфлюгфельдера нет никаких указаний на появление чего-либо похожего на первичную бороздку. Таким образом, в данных о происхождении зародышевых пластов у Diplopoda мы не находим каких-либо местных отличий, соответствующих тем неодинаковым способам возникновения мезодермы и энтодермы на протяжении зародышевой полоски, которые описаны нами у Chilopoda. Причина этого несходства Diplopoda с Chilopoda может быть двоякой. Во-первых, возможно, что у Diplopoda действительно зародышевые пласты, в частности, мезодерма, возникают без особых внутренних отличий в различных своих отделах, так как зародышевая полоска Diplopoda у эмбриона очень коротка и достигает полного своего развития только в постэмбриональной жизни. Во-вторых, местным отличиям, может быть, не было придано авторами значения или они были не замечены, особенно в виду той же короткости зародышевой полоски и незаконченности ее развития у зародыша.

В отношении появления сегментов зародышевой полоски наиболее детальные данные мы находим в работе Лигнау. Зародышевая полоска единовременно разделяется на пять поперечных полос, из которых передняя двойная является передней своей половиной зачатком мозга, а задней — сегментом антенн; вторая полоса отвечает зачатку сегмента мандибул, третья — сегменту максилл, четвертая — постмаксиллярному сегменту, и пятая представляет собою общий зачаток 1, 2, 3 и 4-го туловищных сегментов, который отвечает зоне роста Chilopoda. Следовательно, из тех 5 сегментов, которые появляются в начале сегментации у Chilopoda и у Onychopoda, у Diplopoda по Лигнау имеется только 3: мандибулярный, максиллярный и постмаксиллярный, и отсутствуют интеркалярный и один максиллярный. По данным Robinson (1907), касающимся несколько более поздних стадий развития Archispirostreptus, проявляется, однако, и рудимент другого максиллярного сегмента, лежащий впереди ранее появляющегося сегмента максилл с соответствующей ему парой ганглиев и зачатков конечностей, которые находятся впереди ганглиев и зачатков конечностей ранее появляющегося сегмента максилл; позднее этот сегмент редуцируется. Отсутствие интеркалярного сегмента и кратковременность существования сегмента первой пары максилл, вероятно, стоит в связи с сильным сближением друг с другом ротовых частей Diplopoda, которые видоизменяются и срастаются в своеобразный gnathochilarium.

Зачатки антенн Diplopoda появляются почти на уровне рта, очень немного позади него, так что занимают положение среднее между положением их у Chilopoda и Onychophora.

Поперечная входящая складка, возникающая как начало бластокинеза, появляется на постмаксиллярном сегменте и сопровождается редукцией этого последнего. Таким образом, эта складка становится границей между головной частью зародышевой полоски и туловищной.

Развитие из общего заднего зачатка небольшого числа сегментов (6—7) туловища личинки, несомненно, представляет собою начало деятельности зоны роста, которая прекращается при выходе личинки из яйца и возобновляется в постэмбриональном развитии, сопровождающемся перестройкой большей части личиночных и всех новых имагинальных сегментов в двойные сегменты.

Некоторые отдельные и косвенные указания, иногда встречающиеся в литературе по развитию Diplopoda, делают вероятным сходство их развития с Chilopoda и в некоторых других деталях интересующих нас процессов, особенно в отношении топографических отличий закладки энтодермы и мезодермы. Однако специальных исследований по этим вопросам не было произведено, так что определенных выводов сделать пока нельзя.

Chilopoda и Insecta

Из обширной литературы по развитию Insecta, в особенности из работ новейшего времени, выясняется, что образование у них энтодермы и мезодермы подвержено большим изменениям у различных отрядов. Не говоря уже о значитель-

ном своеобразии закладки «внутреннего слоя» у Apterygota, мы находим различные варианты и в развитии различных Pterygota. Правда, все варианты у Pterygota могут быть сведены к видоизменениям одного общего типа миграции из первичной бороздки. Мезодерма и энтодерма, или внутренний листок, как их называют вследствие трудности отграничить зачаток той и другой друг от друга, возникает или инвагинацией продольной срединной линии зародышевой полоски, или погружением медиального участка полоски под эктодерму целиком, без впячивания и сгибания зачатка внутреннего листка, или иммиграцией отдельных клеток, которая происходит или только по срединной линии или со всей внутренней поверхности зародышевой полоски. У некоторых Insecta у одного и того же объекта имеют место и инвагинация и иммиграция.

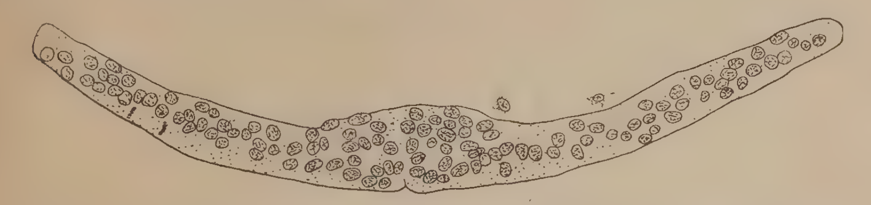
Зародыш появляется в бластодерме или в виде только передней части всей зародышевой полоски, иначе говоря, короткой зародышевой полоски, которая дальнейшим ростом образует всю длинную полоску, или же зародыш появляется целиком в виде длинной зародышевой полоски. Сегментация полоски в громадном большинстве случаев начинается в длинной полоске. В отличие от Chilopoda зародышевая полоска имеет постоянное положение в отношениях к осям яйца.

Относительно дифференцировки нижнего листка на энтодерму и мезодерму почти общепризнанным для большинства насекомых является следующий процесс. У переднего и заднего концов зародышевой полоски находятся концы распространения нижнего листка, и на них на несколько более поздних стадиях появляются ротовое и анальное отверстия, причем ротовое, или стомодеум, являются в то же время и передним концевым расширением первичной бороздки, а proctodaeum — ее задним концевым расширением. На всем протяжении зародышевой полоски бороздка дает мезодерму, а в области stomodaeum'а и proctodaeum'а возникают передний и задний зачатки кишечной энтодермы. Некоторые авторы (Nussbaum и Fulinsky, Hirschler) описывают и тонкий продольный тяж в нижнем листке, который соединяет передний и задний зачатки кишечника и является частью зачатка той же кишечной энтодермы. Независимо от того, существует ли срединный продольный энтодермальный тяж или нет, кишечник возникает, главным образом, из переднего и заднего зачатков, которые растут навстречу друг другу вдоль зародышевой полоски и соединяются в сплошную энтодермальную пластинку, которая позднее преобразуется в трубку, соединяющую проктодеум со стомодеумом. Желточные клетки, или желточная энтодерма, возникают, главным образом, из ядер с участками протоплазмы, оставшимися в желтке после образования бластодермы, хотя многими авторами описывается возникновение желточных клеток или из зародышевой полоски или из бластодермы в различных частях поверхности яйца.

Проведенные мною исследования развития саранчи Locusta migratoria показали, что на стадии короткой зародышевой полоски мезодерма частью инвагинирует, частью иммигрирует со дна очень узкой, но слабо намеченной первичной бороздки (фиг. 31), т. е. способом, описанным для большинства Pterygota. Однако на несколько более поздних стадиях, во время процесса образования длинной зародышевой полоски, первичная бороздка исчезает, и образование мезодермы сосредоточивается на заднем конце полоски. Мезодермальные клетки мигрируют в этой зоне нарастания новых сегментов не у срединной линии, а по сторонам от нее (фиг. 32), так что здесь получается зона пролиферации почти во всю ширину зародышевой полоски.

Сегментация зародышевой полоски у Insecta почти всегда начинается на стадии длинной полоски. Но у Lepisma по Геймонсу сегментация начинается на стадии короткой зародышевой полоски при переходе ее в длинную (фиг. 33). Зародыш в это время состоит из поперечно вытянутой головной лопасти и удлиненной полоски, передняя половина которой сегментирована, а задняя еще сплошная. На заднем краю головных лопастей намечены зачатки пары антенн; на месте перехода лопастей в полоску в виде рудиментарного зачатка намечен интеркалярный сегмент; за ним располагаются в виде парных зачатков последовательно увеличивающиеся от интеркалярного сегмента к несегментированной задней половине полоски небольшой мандибулярный сегмент, значительно боль-

ших размеров сегмент I максилл, несколько более крупный сегмент II максилл (нижней губы) и задний, самый крупный первый грудной сегмент. Следовательно, у Lepisma, как и у сколопендры и Onychophora, сначала обособляются пять передних сегментов, не считая антенн. Все остальные сегменты груди и абдомена возникают несколько позже, но быстро один за другим, из несегментированной задней половины полоски.



Фиг. 31. Поперечный разрез короткой зародышевой полоски саранчи Locusta migratoria

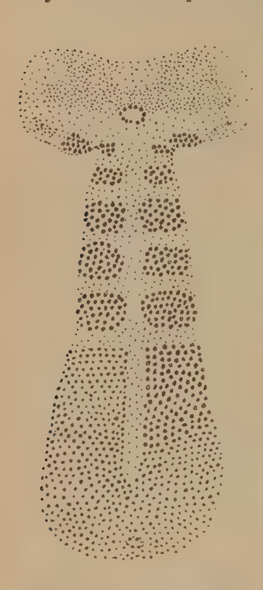
У большинства насекомых сегментировка начинается одновременно и в той передней половине полоски, которая сегментирована у Lepisma, и в той, в которой у Lepisma сегментации еще нет. Но у Lepisma, благодаря приостановке сегментации после образования передних 5 сегментов, граница между передней и задней половиной отчетливо видна, и при полном соответствии этих 5 сегментов таким же сегментам сколопендры несегментированная половина полоски



Фиг. 32. Поперечные разрезы через задний конец длинной зародышевой полоски саранчи Locusta migratoria

Lepisma отвечает несегментированному отделу, возникающему из задней зоны нарастания. Кроме того, так как мезодерма короткой зародышевой полоски, дающей эти 5 сегментов, возникает на дне срединной первичной бороздки, а при переходе в длинную полоску, как по крайней мере показывают препараты по развитию Locusta migratoria, мезодерма начинает возникать в широкой поперечной полосе на заднем конце зародыша, то и у Locusta, а, вероятно, и у других насекомых, имеется такая же, как у Rhysida, смена двух способов возникновения мезодермы сначала из первичной бороздки, а затем из зоны нарастания.

Имеется, однако, отличие в образовании нижнего листка между сколопендрой и насекомыми. Оно состоит в том, что у сколопендры вся область первичной бороздки дает и мезодерму и энтодерму, а у Insecta в области большей части первичной бороздки возникает только мезодерма, а энтодерма образуется только в области самого стомодеума и проктодеума. Или, иначе говоря, у насекомых энтодерма возникает у стомодеума и проктодеума тем же способом, каким она возникает у сколопендры только в области проктодеального зачатка, т. е. миграцией со дна впячения проктодеума. Вероятно, эта разница обусловлена тем, что у насекомых из проктодеума и стомодеума возникает кишечная энтодерма, а у сколопендры и из стомодеума и в области первичной бороздки возникает желточная энтодерма и только у проктодеума закладывается кишечная энтодерма. Образование желточной энтодермы отвечает более ранним стадиям дифференцировки эмбрионального материала, чем закладка кишечного эпителия, что у сколопендры видно из значительно более поздней стадии дифференцировки, на которой он закладывается, чем стадия возникновения желточной энтодермы, и, кроме того, последняя возникает из первого зачатка первичной бороздки, а кишечная энтодерма из хорошо сложившегося уже эпителия проктодеума. Этот эпителий у сколопендры состоит из высоких клеток и сохраняет способность первичной бороздки пролиферировать клетки мезодермы и энтодермы, причем образование из него энтодермальных клеток начинается позже и заканчивается позже, чем образование мезодермальных. Только по окончании образования в проктодеальном впячении и мезодермальных и энтодермальных клеток оно становится эктодермальным проктодеумом.



Фиг. 33. Сегментировка короткой зародышевой полоски у Lepisma (из Геймонса)

Сказанное относительно проктодеального зачатка или впячения Rhysida, несомненно, относится и к проктодеальному и к стомодеальному впячению насекомых. Но у насекомых способность этих впячений давать новые клетки кишечного эпителия сохраняется дольше, чем у сколопендры, и, кроме того, энтодермальный зачаток у сколопендры долго растет в виде кишечной пластинки, у насекомых же передний и задний зачатки кишечника скоро принимают цилиндрическую форму и становятся похожими на непосредственное продолжение самих впячений. Этим, мне кажется, объясняется вывод Mansour и некоторых других авторов, что весь кишечник насекомых возникает из эктодермы. Этот вывод мне представляется неправильным, так как проктодеальное и стомодеальное впячения в целом могут называться эктодермальным проктодеумом и стомодеумом только тогда, когда заканчивается в них выход новых энтодермальных клеток. По форме самого зачатка момент этот у насекомых труднее установить, чем у сколопендры, отсюда и возможность счесть весь кишечник эктодермальным по происхождению. Кроме того, само впячение довольно значительно вырастает в глубину, а переход стенок впячения из состояния зачаткового эпителия, дающего и энтодерму и эктодерму, в состояние эктодермы происходит постепенно, начиная от наружного его отверстия.

У сколопендры возникновение мезодермы и энтодермы происходит в первичной бороздке не в виде беспорядочной миграции смешанных друг с другом элементов, а из отдельных, но очень сближенных между собою очагов, из которых энтодермальный очаг является задним, а мезодермальный — передним. Вследствие последовательности наступления деятельности бороздки спереди кзади можно сказать, что мезодермальный зачаток в своем возникновении предшествует энтодермальному и во времени и в пространстве. В заднем продолжении первичной бороздки, каковым является проктодеальный зачаток, временное положение

мезодермального и энтодермального очагов остается тем же, и энтодерма является и самым задним и самым поздним зачатком. То же относится и к заднему энтодермальному зачатку насекомых; в отношении же переднего, стомодеального зачатка энтодермы насекомых мы можем только предположительно сказать, что здесь в самом начале деятельности первичной бороздки ее передний конец дает некоторое количество клеток энтодермы, главная же масса стомодеальной энтодермы возникает опять-таки с запозданием, именно уже только тогда, когда появляется ясно выраженное впячение стомодеума.

Запаздыванием энтодермального зачатка в его образовании из первичной бороздки, с одной стороны, и появлением между передним и задним концами ее зоны роста, продуцирующей только мезодерму, объясняется то своеобразное возникновение кишечной энтодермы только на концах первичной бороздки, которое мы находим только у одних насекомых.

В литературе по развитию насекомых нет никаких указаний на существование каких-либо особенностей в образовании мезодермы самых задних сегментов из обособленного от зоны роста проктодеального зачатка. Предпринятые нами в этом направлении исследования развития заднего конца тела Locusta также пока не дали ничего нового по этому вопросу. В виду сходства процессов закладки энтодермы в проктодеальном впячении сколопендры и насекомых, нам все же представляется возможным, что и у насекомых самые задние сомиты возникают в тесной связи с проктодеумом, но в силу большей компактности зародышевой полоски насекомых и отсутствия в ней недеятельного участка эпителия позади зоны роста этот задний мезодермальный зачаток топографически непосредственно соединен с зоной роста настолько, что разграничить их в зародышевой полоске трудно. Не исключена также возможность и более позднего развития этих трех задних сомитов из проктодеального зачатка, нежели развитие остальных абдоминальных сегментов. При этом, так как от заднего конца зародышевой полоски во время закладки большинства абдоминальных сегментов у Locusta непосредственно загибается кверху стенка амниона, то задние три сегмента по мере своего развития вдвигаются в эту стенку; это возможно потому, что данный участок стенки амниона состоит из слоя крупных клеток, сходных с клетками зародышевой полоски, и сильно отличается поэтому от остального амниона; или же эти три сегмента образуют свободный вырост на вентральную сторону, но и в том и в другом случае этот задний участок тела бывает загнут у зародыша и направлен задним концом вперед. Необходимо, конечно, дальнейшее исследование развития этого отдела у насекомых.

Обособленность самых задних сегментов значительно заметнее сказывается в дальнейшем развитии насекомых, особенно в сегментации туловища. У зародыша Locusta на стадии сегментации всего туловища и появления зачатков конечностей на сегментах абдомена появляются 8 хорошо выраженных абдоминальных сегментов с зачатками ножек, а позади их остается участок зародышевой полоски с проктодеумом, не имеющий еще никаких признаков сегментации (фиг. 34). Только после исчезновения на этих 8 сегментах зачатков ножек, когда становятся хорошо заметными отдельные ганглии абдомена, а также стерниты и отчасти тергиты большей части абдоминальных сегментов, сегментируется оставшийся сплошным проктодеальный участок зародышевой полоски и разделяется на 3 сегмента; вследствие этого эти 3 сегмента ясно отличаются от впереди лежащих сегментов абдомена гораздо более молодой стадией своей дифференцировки (фиг. 35). По сторонам самого отверстия проктодеума, на самом заднем или 11-м сегменте абдомена появляется пара небольших бугорков, которые вскоре отделяются от остальной эктодермы узкой щелевидной бороздкой и становятся шаровидными. Прослеживая судьбу этих бугорков на более поздних стадиях, я мог констатировать, что они принимают заостренную на конце форму и вырастают в длину, превращаясь в пару cerci, которые, следовательно, являются придатками анального сегмента, так как между ними и анальным отверстием расстояние настолько незначительно, что едва ли можно говорить об отдельном от сегмента cerci анальном сегменте. Закладку cerci на анальном сегменте изображает на своих рисунках и Холодковский в работе о развитии Phyllodromia.

Зачатки cerci загнуты у эмбриона книзу и дорзальное направление принимают уже в постэмбриональной жизни.

Интересно, что у сколопендры, по данным Геймонса, которые я могу только подтвердить своими наблюдениями, анальный сегмент также имеет у зародыша пару бугорков, которые Геймонс назвал аданальными бугорками и которые так же, как и cerci насекомых, являются, вероятно, рудиментарными конечностями анального сегмента.

Второй сегмент проктодеального отдела у Locusta (т. е. 10-й сегмент абдомена) развит значительно слабее, чем анальный (11-й) и передний (9-й) сегменты, и к концу эмбрионального периода сливается с 9-м сегментом; тогда этот средний сегмент можно обнаружить только по пигментации гиподермы, так как у только что вылупившейся Locusta все сегменты абдомена несут по паре пигментных пятен, а на 9-м сегменте имеются две пары пигментных пятен. На более же ранних стадиях несколько позже появления аданальных бугорков или зачатков cerci и на 9-м и на 10-м сегментах непродолжительное время существуют очень маленькие бугорки, которые, повидимому, представляют собою зачатки конечностей этих двух сегментов (м. б. их styli); у Locusta они без следа исчезают, так как эти два сегмента лишены придатков. Таким образом, в абдомене Locusta можно различить по характеру развития два до известной степени самостоятельных отдела: 8 передних абдоминальных, возникающих из зоны нарастания, и 3 задних сегмента, возникающих в связи с проктодеумом. В этих последних находятся на заднем сегменте анальное отверстие, а на переднем или иногда на среднем — половое отверстие. Остатками конечностей анального сегмента являются cerci, остатками же второго и третьего от заднего конца сегментов являются у некоторых Orthoptera styli, которые, например, у Decticus, развиты на обоих этих сегментах, хотя обычно появляются только у самцов.

На примере Locusta мы видим, что число этих проктодеальных сегментов может уменьшаться с 3 до 2 слиянием сегментов. Но несомненно, что вариации в числе абдоминальных сегментов могут происходить и вследствие редукции сегментов зоны нарастания. Так, у Collembola здесь, вместо 8, имеются только 4 абдоминальных сегмента зоны нарастания, причем конечности последнего из них превращены в furca, проктодеальный же отдел у них сохраняется в виде хорошо выраженных 2—3 маленьких сегментов позади furca.

Tracheata и другие Arthropoda

Приведенные выше сопоставления эмбриональных особенностей всех Tracheata позволяют видеть, в каких моментах и насколько проявляются своеобразные черты их развития, которые проходят с такой же полнотой у Onychophora, Myriapoda и Insecta, с какой выражены, например, типичные черты развития у всех Chordata. Эти общие для Tracheata черты следующие.

1. Разделение всей зародышевой полоски по способу возникновения мезодермы и энтодермы на три отдела: передний, в который входят головные лопасти, антенны и 5 следующих за ними сегментов; средний, состоящий из сильно вариирующего в различных классах Tracheata числа большею частью однородных сегментов, и задний, включающий в себе проктодеум и 3 задних сегмента.

2. Передний отдел зародышевой полоски и ее мезодерма возникают в связи с первичной бороздкой, передний конец которой становится ротовым отверстием; или вся первичная бороздка или (у Insecta) только часть ее, примыкающая к ротовому отверстию, продуцирует, кроме мезодермы, энтодерму, которая у одних представителей становится кишечной, у других — желточной энтодермой.

3. Средний отдел полоски возникает из типичной телобластической зоны роста и продуцирует только мезодерму.

4. Задний отдел полоски возникает в связи с проктодеумом, который продуцирует как мезодерму задних 3 сегментов, так и энтодерму. Проктодеум и его пролиферационный очаг, вероятно, являются задним участком первичной бороздки, отделенным от нее постепенно удлиняющейся областью зоны нараста-

ния, кроме того, этот задний участок развивается не в длину, а в глубину, подобно преобразованию первичной бороздки в глубокий телопор у Xiphosura.

Самое существование особенного проктодеального зачатка в заднем конце зародышевой полоски Tracheata может, мне кажется, быть объяснено только как один из способов устранения тех неполноценных задних сегментов, которые неизбежно должны появляться при телобластической закладке сегментов. В работе о развитии Limulus moluccanus мною отмечались те способы, какими устранялись мелкие сегменты заднего конца аннелид и первичных трилобитов у позднейших форм трилобитов и у Xiphosura. У Tracheata полноценность всех образующихся сегментов достигается тем, что зона нарастания большинства сегментов возникает не на заднем конце первичной бороздки или удлиненного бластопора, а несколько впереди этого конца; этот конец, или проктодеум, начинает образовывать свои три сегмента только к моменту достижения первичной полоской ее предельной у данного представителя длины, а с началом полифերационной деятельности проктодеума сразу прекращается деятельность зоны нарастания. При этом рост зародышевой полоски из зоны нарастания идет очень быстро, а сегментация ее и дифференцировка сегментов наступают почти одновременно на всем протяжении. Поэтому все сегменты абдомена достигают полного развития и почти одинакового размера, и только три проктодеальных сегмента имеют меньшие размеры; самый задний сегмент из этих трех обычно крупнее двух передних.

Несколько подобное этому завершение роста тела зародыша имеется у большинства Crustacea, у которых зона нарастания сегментов лежит на некотором расстоянии от заднего конца науплиуса и впереди иногда довольно крупного telson, однако, здесь область anus и telson не дает никаких дополнительных сегментов и больше отвечает специальным образованиям, имеющимся позади анального отверстия сегментированной личинки Polychaeta. Поэтому и в отношении роста заднего конца Tracheata совершенно не похожа ни на Merostomata-Arachnoidea, ни на Crustacea.

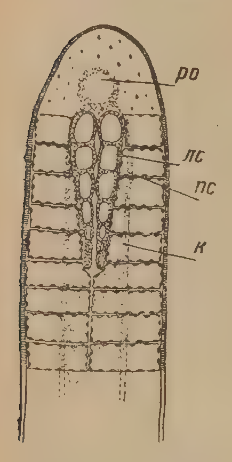
То же можно сказать и о способе закладки мезодермы. Есть некоторое сходство между первичной бороздкой Limulus и бороздкой Tracheata, которая у Limulus переходит в телопор, как и бороздка Tracheata в проктодеальное впячение. Но сейчас же приходится отметить и значительное различие: бороздка Limulus отвечает той части зародыша, в которой происходит телобластическое нарастание сегментов, мезодерма же передних 4 сегментов возникает в связи с бластомерой морулы, а у Tracheata первичная бороздка отвечает образованию мезодермы передних сегментов и зона нарастания имеет уже совсем иное строение. Кроме того, у Limulus из бороздки образуется только мезодерма, а у Tracheata и мезодерма и энтодерма. У Crustacea же первичной бороздки совсем нет, и зона роста хотя и имеет по характеру пролиферации ее клеток некоторое сходство с зоной роста Tracheata, но это сходство имеет слишком общий характер, не больший, чем сходство ее с зоной роста аннелид.

Ларвальные сегменты Tracheata

Остановимся еще на одной черте развития, общей и характерной для всех Tracheata и отличной от прочих Arthropoda, именно на числе обособленных по характеру своего развития передних сегментов тела. Для Crustacea, по целому ряду исследований, можно считать установленным существование трех передних сегментов, которые составляют тело личинки науплиуса и называются поэтому науплиальными сегментами. Известно также, что науплиальные сегменты ясно выражены по способу закладки своей мезодермы и по единовременности их возникновения даже у тех Crustacea, которые не имеют науплиальной личинки, так как мезодерма этих сегментов возникает из особого первого зачатка мезодермы на вентральной стороне зародыша и после появления их наступает пауза в образовании новых сегментов. Все остальные, так называемые метанауплиальные сегменты возникают из телобластической зоны нарастания, имеющей вид правильного поперечного ряда клеток у заднего края зародышевого пятна.

В предыдущих исследованиях по этому вопросу мною была показана полная гомология между науплиальными и метанауплиальными сегментами Crustacea, с одной стороны, и между ларвальными и постларвальными сегментами Annelides — с другой, причем в некоторых семействах Polychaeta даже число ларвальных сегментов равняется трем, как и у Crustacea.

С неменьшей отчетливостью обнаруживается гомология между ларвальными сегментами аннелид и ракообразных с теми четырьмя (с антеннами — пятью) сегментами протасписовой личинки Trilobita, которые возникают в несегментирующейся пластинке тела этой личинки, тогда как все остальные сегменты Trilobita возникают из телобластической зоны нарастания. Это было нами установлено как для Xiphosura, так и для Trilobita и принято некоторыми другими авторами (Федотов, P. Schulze, Störmer, Snodgrass). P. Schulze (1932) показал на ряде примеров в строении тела Acarina и других Arachnoidea, что 4 ларвальных сегмента свойственны не только Trilobita и Xiphosura, но и всем Arachnoidea и проявляются у них в форме обособленного отдела головогруди, так называемого propeltidium; они, следовательно, служат типичной чертой организации всего ряда Trilobita—Merostomata—Arachnoidea.



Фиг. 36. Схема расположения ларвальных и постларвальных сегментов у зародыша Oligochaeta; *р. о.* — ротовое отверстие; *л. с.* — сомиты ларвальных сегментов; *п. с.* — сомиты постларвальных сегментов; *к.* — кишечник

В отношении ряда Onychophora—Myriapoda—Insecta онтогенез переднего отдела тела показывает, что здесь более первичным способом возникает участок зародышевой полоски, отвечающей антеннальному и 5 передним сегментам. У Onychophora эти сегменты отвечают сегменту челюстей, сегменту оральных папилл и трем передним ходным ножкам. Что касается сегмента антенн, то его, повидимому, нет, так как антенны Peripatus закладываются не позади рта, как у Myriapoda и Insecta, а на уровне или даже впереди рта из головных лопастей и смещены при своем появлении на дорзальную сторону головы. Может быть, они отвечают прэантеннам Myriapoda и Insecta, или же антенны Myriapoda и Insecta, как предполагает Снодграсс (Snodgrass), по происхождению тоже принадлежат головным лопастям, но зачаток их дуговидно изогнут и заходит задними концами дуги за уровень ротового отверстия, так что появление у них антенн позади рта надо рассматривать как результат вторичного изменения положения зачатка.

У Chilopoda возникающие в области первичной бороздки сегменты отвечают антеннам (условно): 1) интеркалярному сегменту, 2) мандибулам, 3) первым челюстям, 4) вторым челюстям и 5) ногочелюстям. У Diplopoda, по Robinson (1907), антенны, как и у Chilopoda, лежат позади ротового отверстия, за ними следуют: 1) рудиментарный интеркалярный сегмент, 2) мандибулярный сегмент и пластинка gnathochilarium, слагающаяся из 3) рудиментарных первых максилл, 4) вторых максилл и 5) рудиментарного сегмента постмаксилл. И, наконец, у Insecta в состав этой передней группы сегментов входят, кроме антенн: 1) интеркалярный сегмент, 2) мандибулярный, 3) максиллярный, 4) нижнегубной и 5) первый грудной сегмент.

Эти сегменты у Tracheata, так же как ларвальные сегменты Polychaeta, Crustacea и Trilobita, являются первым ранее всего возникающим как одно целое передним отделом тела и обычно заканчивающим свою сегментацию ранее, чем закончится рост всей зародышевой полоски. Это как бы минимум организации, необходимый для начала деятельности зоны роста всех остальных сегментов тела, и поэтому этот минимум возникает на более ранней эмбриональной фазе и иным путем, чем эти последние. В виду этого их можно было бы и у Tracheata назвать ларвальными сегментами, если бы не одно обстоятельство, имеющее, правда, не первостепенное значение. Для ларвальных сегментов Polychaeta

Crustacea и Trilobita это название является вполне подходящим, так как из них формируется тело малосегментной личинки; у Tracheata же личинка или не существует, или она имеет полное количество сегментов, и на первый взгляд применение к ним названия ларвальных сегментов будет непонятным, так как это название должно в отношении Trachaeta пониматься так, что эти передние сегменты гомологичны по своим особенностям развития тем сегментам их предков — аннелид, которые у Polychaeta являются ларвальными и образуют тело их личинки.

Такое же затруднение вызывает приложение названия ларвальных сегментов и к propeltidium Arachnoidea. И вообще говоря, это название, связывающее передние сегменты с телом личинки, применимо в буквальном смысле только к водным Arthropoda с водной, главным образом, морской личинкой. У наземных же форм, как Arachnoidea и Tracheata, не имеющих водной личинки, характер сегментов, гомологичных ларвальным, значительно изменяется, хотя и сохраняются при этом все наиболее характерные особенности их развития.

В каком направлении происходят эти изменения, видно в сегментации тела зародыша Oligocheata, у которых отсутствие водной личинки вносит изменения, пожалуй, еще большие, чем у наземных Arthropoda.

Прежде всего у Oligochaeta мезодерма ларвальных сегментов хотя и появляется раньше остальной мезодермы как передняя часть мезодермальных полосок, но сегментироваться начинает значительно позже начала сегментации мезодермы постларвального отдела. Первыми обособляются поэтому передние сомиты постларвального отдела, а ларвальная мезодерма, оставаясь пассивной, смещается вследствие развития этих сомитов на вентральную сторону кишечника. Когда ларвальная мезодерма становится более активной, она вытягивается в длину и располагается таким образом, что ее задний отдел занимает вместе с первым постларвальным сомитом самый передний конец зародыша, а вся она загибается назад так, что ее передние части ложатся (фиг. 36) между следующими за первым постларвальными сомитами и стенкой кишечника. После этого ларвальная мезодерма сегментируется, причем задний ее сомит, лежащий рядом с передним постларвальным сомитом, образует наиболее крупную целомическую полость, а к переднему своему концу, лежащему на уровне 5—7-го постларвального сомита, ларвальный отдел суживается, так что его передний, концевой сомит оказывается наименьшим из всех, а средние ларвальные сомиты постепенно уменьшаются в размере к переднему, а фактически к заднему концу всего ряда ларвальных сомитов.

Следовательно, сегментация и дифференцировка, или, иначе говоря, организация сомитов у Oligochaeta начинается от переднего постларвального сомита и распространяется от него как от центра организации назад, на позади его лежащие постларвальные сомиты и назад же, но к переднему концу ларвальной части мезодермальной полоски.

Имея в виду такое изменение в последовательности сегментировки мезодермы, вызванное редукцией водной личинки и утратой ларвальной частью мезодермальной полоски значения первого исходного организованного отдела для дальнейшей организации тела, мы обратимся теперь к вопросу о более точной границе «ларвального» и «постларвального» отделов у Tracheata. Отметим также, что загибание ларвальных сомитов назад есть специфическая особенность Oligochaeta, не встречающаяся у Arthropoda. Так как из всех Trachaeta наиболее разносторонне изучено развитие Insecta, то вопрос этот мы постараемся выяснить на основании данных по развитию насекомых.

Антеннальный сегмент и 5 следующих за ним сегментов образуют у Tracheata наиболее рано развивающийся отдел, и у Insecta самым задним из этих сегментов является первый грудной сегмент. Как недавно показали экспериментальные исследования Зейделя (1932 и 1934) и Шнеттера (1934) над яйцами стрекозы Platycnemis и некоторых других насекомых, имеется уже в ранней бластодерме развивающегося яйца особый участок, куда раньше всего выходят ядра при образовании бластодермы и откуда начинается дифференцировка и на более поздних стадиях; здесь же начинает раньше всего исчезать способность к регу-

ляции при повреждениях, свойственная сначала всей бластодерме, т. е. раньше всего происходит дифференцировка, вследствие чего этот участок был назван Зейделем центром дифференцировки. При дальнейшем развитии оказывается, что этот центр дифференцировки становится участком, где образуется передний грудной сегмент. Следовательно, по своим особенностям и дифференцировке этот сегмент является, повидимому, аналогичным первому постларвальному сегменту Oligochaeta, и во всяком случае его раннее появление в составе переднего или ларвального комплекса сегментов объясняется его ведущей ролью в процессе дифференцировки всей зародышевой полоски. Вместе с тем в его состав входят как клетки, возникающие из первичной бороздки, так и клетки из зоны роста, т. е., иначе говоря, он носит промежуточный, переходный характер подобно 5-му или переднему постларвальному сегменту Xiphosura или первому постларвальному сегменту некоторых Polychaeta. Поэтому его не приходится уже считать ларвальным сегментом или же он является таким из них, в котором возникает зона роста постларвальных сегментов. В таком случае последним ларвальным сегментом является нижнегубной, и граница ларвальных сегментов совпадает у насекомого с границей головы.

Соответствующим переднему грудному сегменту насекомых сегментом у Chilopoda является сегмент ногочелюстей, который также имеет переходный характер, что отчасти выражается и в строении его конечностей. Кроме того, конечности головы Insecta и Chilopoda и соответствующие им сегменты следуют друг за другом от центра дифференцировки, постепенно уменьшаясь к переднему концу, и наименее развитым по форме является интеркалярный сегмент, несколько больше развит мандибулярный, хотя по форме его придатки являются очень недоразвитыми, примитивными и лишены расчленения. Антеннальный сегмент и антенны имеют крупные размеры, но, как показывают другие экспериментальные исследования Зейделя, это, повидимому, стоит в связи с существованием особого центра, организующего область головных лопастей, к которой, судя по этому, принадлежат и антенны и прэантенны, и который, однако, возникает позже, чем центр первого грудного сегмента, и является вторичным.

Постепенное уменьшение сегментов у Tracheata от центра дифференцировки по направлению вперед, несомненно, отвечает уменьшению сомитов от задних к переднему ларвальному сомиту у Oligochaeta, ларвальные сегменты утрачивают и у тех и у других свое доминирующее значение, и последовательность сегментации становится поэтому иной.

Считая все сегменты головы Myriapoda и Insecta или соответствующие сегменты Onychophora за ларвальные или за «larvatum», как предлагает их называть P. Schulze, мы, однако, не может считать, что ими ограничиваются все ларвальные сегменты. По способу и месту возникновения мезодермы и энтодермы аналогичными им являются и 3 сегмента проктодеального зачатка у сколопендры, причем дающая начало всем ларвальным сегментам первичная бороздка на переднем своем конце заканчивается впячением стомодеума так же, как на заднем конце она заканчивается проктодеумом. Пролиферационная деятельность бластопора распространяется у Tracheata постепенно спереди назад, и пролиферация в области заднего конца начинается со значительным запозданием, вызванным началом нового процесса — пролиферации мезодермы в зоне нарастания.

Всего, следовательно, у Tracheata имеется 7 ларвальных сегментов, 4 передних, более крупных, и 3 маленьких задних, причем в отличие от остальных Arthropoda зона нарастания находится впереди не только анального отверстия, но и 3 прилегающих к проктодеуму задних сегментов. Задние ларвальные сегменты суть половые сегменты и анальный и у Insecta снабжены гоноподиями, которые являются главной частью наружного полового аппарата, хотя в яйцекладе и жале Hymenoptera к ним могут присоединяться конечности 4-го сегмента, считая от заднего конца. В некоторых случаях половое отверстие, находящееся у насекомых в 3-м от заднего конца, т. е. в 9-м абдоминальном сегменте, может находиться в 8-м сегменте, но, по всей вероятности, оно оказывается в нем вследствие редукции одного из средних абдоминальных сегментов и все-таки находится

в 3-м от заднего конца сегменте. Все вариации в числе сегментов тела различных Tracheata вызваны изменениями числа сегментов, возникающих в зоне нарастания, число же ларвальных сегментов остается постоянным. Так, у Chilopoda в зоне роста возникают 20 сегментов, у Diplopoda их значительно больше, так как деятельность зоны роста продолжается в постэмбриональной жизни, у Insecta из этой зоны возникают 11 сегментов, а у Collembola только 7. У всех почти Tracheata первый постларвальный сегмент обособляется вместе с ларвальными, так как часть его клеток происходит из источника, дающего ларвальные сегменты, и так как с него начинается дифференцировка зародышевой полоски. Но у Diplopoda область зоны нарастания вырастает в длину очень мало и затем прекращает свой рост до постэмбриональных стадий, но получившийся из этой зоны участок зародышевой полоски вскоре сегментируется и дает 3—4 сегмента, которые вместе с передними ларвальными сегментами дают личинку с ротовыми придатками и 3—4 парами задних ног. Остальные сегменты возникают уже из личинки, причем зона нарастания возобновляет свою деятельность, но развитие сегментов идет способом, несколько отличным от эмбрионального.

О филогенетических взаимоотношениях различных Arthtropoda

Отличия Tracheata от Merostomata-Arachnoidea и от Crustacea в их эмбриональном развитии весьма существенны и касаются как способа закладки зародышевых листков, так и числа и особенностей ларвальных сегментов, свойственных каждой из этих трех ветвей Arthropoda. В то же время в пределах каждой из этих групп можно констатировать полную однотипность морфогенеза, даже в его деталях.

Однотипность морфогенеза, т. е. одинаковость способа закладки основных зачатков зародыша, независимо от большего или меньшего количества желтка в яйце, является, как это мы знаем по развитию хордовых, основным признаком морфологической близости и сродства животных, иногда сильно отличающихся по своему дефинитивному строению. Тип морфогенеза Crustacea настолько существенно отличается от Trilobita, Xiphosura и Arachnoidea, что мы эту последнюю ветвь должны считать не имеющей прямого родства с Crustacea по соображениям, приведенным нами в работе о развитии Limulus, и должны предполагать, что ни Crustacea не могли произойти от Trilobita, ни Trilobita не могли произойти от Crustacea, а те и другие возникли независимо друг от друга от различных семейств или, может быть, даже различных отрядов аннелид, отличающихся между собою между прочим и различным числом ларвальных сегментов, так как в состав ларвальных сегментов Crustacea входят антенны + 2 пары конечностей, у Trilobita же — антенны + 4 пары конечностей. Crampton (1928) первый противопоставил эту группу Arthropoda остальным как «Cephalogradi», в противоположность Tracheata и Crustacea, которых он назвал «Cormogradi»; основанием такого противопоставления служит то, что ходные конечности Merostomata и Arachnoidei являются придатками головы и снабжены гнатобазами, а у Tracheata и Crustacea ходными конечностями служат придатки туловища.

Однако в морфогенезе Cormogradi имеются весьма важные отличия, заставляющие считать Crustacea и Tracheata двумя отдельными ветвями Arthropoda.

Tracheata, по типу своего морфогенеза представляющие собою третью особую ветвь Arthropoda, имеют еще более существенные отличия в типе морфогенеза от обеих первых групп, а ларвальные сегменты у них представлены антеннами + 4 сегмента передних + 3 задних, причем зона роста находится между передними и задними из этих сегментов. Следовательно, и эта ветвь возникла также от аннелид, но от иной их группы, чем Crustacea и Trilobita. Низшие представители этой ветви, т. е. Onychophora, имеют во всей своей морфологии так много общих с аннелидами черт, что не могут еще быть причисленными к настоящим Arthropoda. Однако в отношении своей общей сегментации, суще-

ствованием постепенно сводящихся почти на-нет задних сегментов зоны роста низшие Trilobita, а также Xiphosura значительно ближе стоят к аннелидам, чем Onychophora.

Таким образом, данные эмбрионального морфогенеза Arthropoda приводят нас к признанию полифилетичного происхождения этого типа животных. Низшие представители каждой из этих трех ветвей, т. е. Onychophora, Entomostraca и низшие Trilobita, обнаруживают при этом максимальное сходство с аннелидами, которое уменьшается у высших представителей, что, конечно, хорошо подтверждает происхождение всех Arthropoda из аннелид. Но низшие представители по-своему в каждой из трех ветвей этого типа проявляют свою близость к аннелидам. У Entomostraca это выражается в расщепленности конечностей и зачатка их, сходной с двуветвистостью параподий Polychaeta, у низших Trilobita в уменьшении задних сегментов к зоне роста, а у Onychophora в ряде внутренних и внешних особенностей аннелидного характера. Среди современных представителей этих трех эволюционных рядов Arthopoda низшие представители ряда Tracheata стоят еще вне типа Arthropoda, а высшие суть типичные Arthropoda, причем Insecta могут считаться высшими представителями Arthropoda. Если бы эволюция Arthropoda шла монофилетично, то можно было бы ожидать каких-либо переходов или связующих моментов между стоящими вне этого типа Onychophora и Trilobita или Entomostraca. Но таких связующих звеньев между ними не существует в их морфогенезе.

Полифилетическое происхождение какой-либо единой группы животных находится в противоречии с нашими представлениями о ходе эволюционного процесса, кроме того, во всех случаях, когда удается проследить эволюцию и установить филогенетическое положение той или другой группы, ее происхождение всегда оказывается монофилетическим. Нельзя, однако, упускать из вида, что принцип монофилетичности происхождения относится к филогенезу единой, цельной группы животных, как, например, хордовые, иглокожие, моллюски или многие другие; единство каждой такой группы должно проявляться в сходстве основной морфологии всех ее представителей и в сходстве начальных морфогенетических процессов. Если в общей морфологии Arthropoda и имеется сходство, то в начальных морфогенетических процессах оно отсутствует, что и заставляет предполагать полифилетическое их происхождение. Такое предположение, однако, может доказывать также и то, что здесь нет полифилетичности, а отсутствует цельность и единство самого типа Arthropoda. Объединение Arthropoda в единый тип основано на дефинитивном строении и на тех чертах развития, которые являются следствием своеобразного поверхностного типа их дробления. При этом сходство их дефинитивного строения является следствием двух моментов: присутствия панцыря и происхождения Arthropoda от предков, которые хотя и различны для каждой из трех ветвей, но все принадлежат к аннелидам. Следствием присутствия панцыря являются и внутренние характерные особенности Arthropoda, как, например, отсутствие замкнутого целома и замкнутой кровеносной системы и в связи с этим — своеобразное строение сердца, отсутствие воронок метанефридиев, вместо которых существуют замкнутые пузыри, отсутствие мерцательного эпителия в каких-либо органах, не говоря уже о членистости конечностей, присутствии сложных глаз и сильном увеличении размеров осязательных придатков. Все это связано с наличием хитинозого панцыря, а способностью к образованию прочных хитиновых оболочек, в сочетании с происхождением яиц Arthropoda от центролецитальных яиц аннелид, объясняется и тот особый центролецитальный тип строения яйца их с большим количеством желтка, который у Arthropoda ведет к поверхностному дроблению со всеми сопутствующими ему особенностями закладки тела зародыша.

Несомненно, что все Arthropoda произошли от типа Annelides, но мы на основании исследований развития Limulus и Tracheata считаем, что они возникли из трех различных отрядов Annelides. Вопрос же о том, являются ли Arthropoda единым типом с полифилетическим происхождением от аннелид, или же это три самостоятельные группы животных с монофилетическим происхождением каждая, объединенные в дефинитивном строении присутствием хити-

нового панцыря, этот вопрос стоит в своем разрешении в зависимости от более общего принципа: что является для установления основной морфологии и внутренней взаимной связи представителей данной группы животных более важным, дефинитивное ли строение, или проявляющийся в их эмбриональном развитии общий тип морфогенеза? В виду той роли, какую сыграли данные онтогенеза хотя бы в установлении общности типа Chordata, более существенными нам представляются данные онтогенеза, а отсюда для нас вытекает, что Arthropoda или не являются единым типом, или их единство иного порядка, чем единство Chordata, и основано на том, что предки всех трех ветвей Arthropoda принадлежали различным формам одного и того же типа аннелид.

Эмбриологическая лаборатория
Ленинградского Государственного университета

Поступило
15. VII. 1940

ЛИТЕРАТУРА

1. Зограф Н. Ю., Материалы к познанию развития Geophilus ferrugineus и G. proximus, Изв. Моск. Общ. Люб. Естеств., Антроп. и Этногр., т. 43, 1883.
2. Лигнау Н. Г., К эмбриологии Polydesmus abchasicus, Тр. Новоросс. Общ. Естеств., т. 38, 1911.
3. Римский-Корсаков М. Н., Polyzonium germanicum, Тр. Петерб. Общ. Естествоисп., т. 25, 1895.
4. Холодковский Н. Я., Эмбриональное развитие пруссака (Phyllodromia germanica), Тр. Петерб. Общ. Естеств., т. 22, 1891.
5. Balfour, Anatomy and development of Peripatus capensis, Quart. Journ. Micr. Sc., v. 90, 1883.
6. Biegel, Beiträge zur Morphologie und Entwicklung des Lithobius forficatus, Rev. Zool. Suisse, 1922.
7. Blunck, Entwicklung des Dytiscus marginalis, 1, 2 u. 3 Theil, Zeitschr. wiss. Zool., III, 117 u. 121, 1914—1924.
8. Bouvier, Développement des Onychophores, Comptes Rendus, Acad. Sc. Paris, T. 131 et 135, 1900 et. 1902.
9. Bouvier, Monographie des Onychophores, Ann. Sc. Natur., T. 2, 1905.
10. Claypole, The embryology and oogenesis of Anurida maritima, Journ. of Morph., v. 14, 1898.
11. Crampton, The evolution of Insects, Chilopods, Crustacea and other Arthropods, indicated by a study of the head capsule, Canadian Entomologist, v. 60, 1928.
12. Eastham A., Contribution to the embryology of Pieris rapae, Quart. Journ. micr. Sc., v. 71, 1927.
13. Evans, Development of Eoperipatus Weldoni, Quart. Journ. micr. Sc., v. 45, 1902.
14. Filipčenko (Jurij), Embryonalentwicklung von Isotoma, Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 103, 1912.
15. Hammerschmidt, Entwicklung der Phasmatiden, Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 95, 1910.
16. Heathcote, Early development of Julus terrestris, Quart. Journ. micr. Sc., v. 26, 1886.
17. Heider, Vergleichende Studien am Keimstreif der Insekten, Denkschr. Akad. Wiss., Wien, Bd. 57, 1890.
18. Heymons, Segmentierung und Körperbau der Myriapoden, Sitz. Ber. Akad. Wiss., Berlin, 40, 1897—98.
19. Heymons, Entwicklungsgeschichte der Scolopender, Zoologica, Bd. 13, 1901.
20. Heymons, Die Segmentierung des Insektenkörpers, Abh. Akad. Wiss., Berlin, 1895.
21. Heymons, Grundzüge der Entwicklung bei Odonaten und Ephemeridae, Ibid., 1896.
22. Heymons, Entwicklung von Lepisma, Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 62, 1897.
23. Hirschler, Embryonalentwicklung von Donacia, Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 92, 1909.
24. Ivanov P. P., Die Entwicklung der Larvalsegmente bei Anneliden, Zeitschr. Morph. u. Oekol., Bd. 10, 1928.
25. Ivanov P. P., Die embryonale Entwicklung von Limulus mollucanus, Zool. Jahrb. Anat., Bd. 56, 1933.
26. Kennel, Entwicklungsgeschichte von Peripatus Edwardsii und P. torquatus, Arb. Zool. Inst. Würzburg, Bd. 7 u. 8, 1885—1886.
27. Korschelt, Zur Embryonalentwicklung des Dytiscus, Zool. Jahrb., Suppl., 15, 1918.
28. Kovalewsky A. O., Embryologische Studien an Würmern und Arthropoden, Mém. Acad. Pétersb., Bd. 16, 1871.
29. Mansour, Development of the larval and adult mid-gut of Calandra oryzae, Quart. Journ. micr. Sc., v. 71, 1928.

30. Mečnikow (Elias), Embryologie der doppelfüssigen Myriapoden, Ztschr. wiss. Zool., Bd. 24, 1874.
31. Moseley, On the structure and development of Peripatus capensis, Phil. Trans. Roy. Soc., London, v. 164, 1874.
32. Nussbaum u. Fulinsky, Bildung der Mitteldarmanlage bei Phyllodromia, Zool. Anz., Bd. 30, 1906.
33. Pflugfelder, Über den Mechanismus der Segmentbildung bei Embryonalentwicklung und Anamorphose von Platyrrhacus amauros, Ztschr. wiss. Zool., 140, 1932.
34. Reith, Entwicklung der Musca-Eier nach Ausschalten verschiedener Eibereiche, Ztschr. wiss. Zool., Bd. 126, 1925.
35. Robinson, Segmentation of the head of Diplopoda, Quart. Journ. micr. Sc., v. 51, 1907.
36. Roonwal, The embryology of the african migratory locust, Philos. Trans. Roy. Soc., London, v. 226, 1936.
37. Schnetter, Physiologische Untersuchungen über das Differenzierungszentrum in der Entwicklung der Honigbiene, Arch. Entwick. mech., Bd. 131, 1934.
38. Schulze P., Über die Körpergliederung der Zecken, Abh. naturforsch. Ges., Rostock, 1932.
39. Schulze, Trilobita, Xiphosura, Acarina, Ztschr. Morph. u. Oekol., Bd. 32, 1936.
40. Sclater, The early stages of the development of Peripatus imthurni, Quart. Journ. micr. Sc., v. 28, 1888.
41. Sedgwick, Development of Peripatus capensis, Quart. Journ. micr. Sc., v. 25—28, 1885—1888.
42. Seidel, Determinierung der Keimanlage bei Insekten, Biol. Zbl., Bd. 46 u. 48, 1926—1928.
43. Seidel, Das Bildungsprinzip der Keimanlage im Zibellenei, Arch. Entw. mech., Bd. 119, 1929.
44. Sheldon, On the development of Peripatus novae-zealandiae, Quart. Journ. micr. Sc., v. 28 u. 29, 1888 u. 1889.
45. Snodgrass, Evolution of the Insect head and the organs of feeding, Ann. Rep. Smithson. Inst., 1932.
46. Snodgras, Evolution of the Annelida, Onychophora and Arthropoda, Smithson. Miscell. Collections, v. 97, 1938.
47. Slifer, External morphology of grashopper-embryo of known age, Journ. of Morph., v. 53, 1932.
48. Strindberg, Embryologische Studien an Insekten, Ztschr. wiss. Zool., Bd. 106, 1913, u. Bd. 112, 1915; Zool. Anz., Bd. 41—50, 1913—1919.
49. Wheeler, A contribution to the Insect embryology, Journ. Morph., v. 8, 1893.
50. Wheeler, Embryology of Blatta and Doryphora, Journ. Morph., v. 3.
51. Wiesmann, Entwicklung von Carausius, Jena, 1926.
52. Wiesmann, Leuzinger u. Lehmann, Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Stabheuschrecke Carausius morosus, Jena, 1926.

P. P. IVANOV. EMBRYONIC DEVELOPMENT OF SCOLOPENDRA WITH REFERENCE TO THE EMBRYOLOGY AND MORPHOLOGY OF TRACHEATA

SUMMARY

During the development of the *Scolopendra* (a little species from Java) take place different manners of formation of the entoderm and the mesoderm along the germband. In the region of 6 anterior segments (from the antennal one to the segment of maxillipedes inclusively) both the entoderm and mesoderm arise from the floor of primitive-groove of germband, the entoderm adding as secondary yolk entoderm to the primary yolk-entoderm, which is derived from the nuclei of the egg-division. In almost all other segments only mesoderm is formed, which arises from the broath growth-zone of the germband. Finally the 3 posterior segments, which have a rudimentary character, appear again on the limited median line of the back portion of the germband, where arise both the mesoderm and entoderm; the entoderm there gives rise to the definitive, intestinal entoderm, and proliferations-area itself is transformed into proctodeum. Such a manner of formation of the germlayers along germband can be compared with the manner of correspondent processes in the Onychophora and Insecta. By these common peculiarities of the origin of the germlayers the whole branch *Tracheata* of *Arthropoda*-type can be united and it differs consequently from the other

Arthropoda-branches — *Crustacea* and *Chelicerata*. These peculiarities of development, as well as the number of the larval segments, allow to divide the whole type of *Arthropoda* into three different philogenetic lines; each of them originated from various families of *Annelides* and are united in one type only because of adaptive changes, caused by the development in all of them of the chitin crust.

Laboratory of Embryology
Leningrad State University

Received for publication
15. VII. 1940

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1940
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS
Отд. биол. наук Classe des sciences biologiques

О. М. КАЗАС

ОРГАНИЗАЦИЯ ЛИЧИНКИ И МЕТАМОРФОЗ АСЦИДИИ DENDRODOA GROSSULARIA

(*Представлено академиком* **И. И. Шмальгаузеном**)

Введение

Настоящая работа представляет собой результат изучения организации и метаморфоза личинки асцидии Dendrodoa grossularia (Beneden).

Личинка Dendrodoa, как и личинки всего семейства Styelidae, почти совсем не изучена. Она упоминается вскользь лишь в работах Ляиля (Lahille, 1890) и Ломана (Lohmann, 1911). Отрывочные сведения имеются в работах Берриль (Berrill, 1935 и 1937). К сожалению, мне осталась недоступной работа Жюлена (Julin, 1892). Но, судя по скудости сведений о развитии Dendrodoa в более поздних работах, можно заключить, что Жюлен ограничился чисто внешним его описанием.

Личинка Dendrodoa обладает рядом своеобразных черт строения, сильно отличающих ее от большинства личинок асцидий. Грейв (Grave, 1932) подразделяет всех личинок асцидий на три типа: первый (Molgulidae) характеризуется наличием только одного органа чувств — статолита, отсутствием специальных органов прикрепления и нескрученным хвостом. Второй тип встречается у большинства простых и сложных асцидий. Личинки этого типа имеют два органа чувств: глаз и статолит, и специальные органы прикрепления: 3 сосочка на переднем конце тела, выделяющие клейкое вещество. При этом у простых асцидий (Phallusia) сосочки располагаются треугольником, а хвост не скручен, тогда как у сложных (Amaroucium) сосочки располагаются вертикальным рядом в медианной плоскости, а хвост скручен на 90° влево. Третий тип личинок (Botryllidae) настолько отличается от первых двух типов, что Грейв предполагает, что семейство Botryllidae очень рано обособилось от общего ствола асцидий — прежде, чем личинки асцидии приобрели какие бы то ни было органы чувств и прикрепления.

У Botryllus орган прикрепления образован тремя расположенными треугольником сосочками, между которыми натянута тонкая перепонка, ограничивающая треугольную полость, функционирующую как присоска. Прикрепительный аппарат имеет 5 собственных ганглиев, соединенных между собой системой нервов, связанных с центральной нервной системой. Вокруг прикрепительного аппарата располагается венец пальцевидных выпячиваний кожи. Чувствительный пузырек содержит в себе лишь один очень своеобразный орган чувств — комбинацию глаза и статолита. Хвост вертикальный. К этому своеобразному и редкому типу личинок стоит ближе всего личинка Dendrodoa. Прикрепительный аппарат, венец эктодермальных выпячиваний, единственный орган чувств, вертикальный хвост и другие черты, не подчеркнутые Грейвом в его описании (развитие перибранхиальных пузырьков из одного седловидного впячивания кожи, хорда, сохраняющая клеточное строение и служащая для хранения питательного желтка и др.), сильно напоминают личинку Botryllus.

Это сходство между личинками семейств Styelidae и Botryllidae было замечено еще Ляилем (1890), знавшим их только внешне. Общими признаками он считает венец эктодермальных выростов с тремя коническими возвышениями в середине, строение хвоста и большое количество желтка. Таким образом, род Dendrodoa, повидимому, должен быть отнесен к очень интересной и древней ветви асцидий.

Материал и методика

Материал для работы был собран летом 1935 и 1937 гг. в Белом море на Умбской гидростанции. Взрослые Dendrodoa доставались драгой с глубины 10—15 м, где они встречались на красных водорослях (Phyllophora), реже на камнях. При вскрытии половозрелого экземпляра из его атриальной полости обычно высыпалось большое количество эмбрионов на разных стадиях развития, начиная от нераздробившихся яиц, кончая готовыми личинками, которые тут же начинали плавать. Нередко при вскрытии попадались первые стадии метаморфоза. Несколько раз мне удалось наблюдать естественное рождение личинок. Для получения различных стадий метаморфоза личинки опускались в банках, завязанных мюллеровским газом, с пристани в море. Изнутри банки были покрыты пленкой застывшего коллодия, к которой прикреплялись личинки и вместе с которой они снимались для фиксации. Самой старшей стадией, которую я получила таким образом, был 22-й день метаморфоза. Развитие Dendrodoa идет так медленно, что этого времени хватило лишь одному экземпляру для окончания метаморфоза.

Для фиксации употреблялись, главным образом, смесь сулемы с уксусной кислотой и ценкер-формол. Окрашивались препараты по Маллори и гемалауном Майера с докраской эозином. Окраска железным гематоксилином выходила плохо из-за большого количества интенсивно красящегося желтка.

Так как центральное место в работе занимает стадия свободно плавающей личинки, то более ранние стадии развития привлекаются лишь в той мере, в какой это нужно для понимания строения ее лярвальных органов. Поэтому мне придется ссылаться лишь на следующие стадии: первую стадию развития личинки, представляющую собой эмбрион, еще лежащий под фолликулярной оболочкой, но с хвостом, уже достигшим приблизительно окончательной длины и закрученным вокруг туловища (фиг. 1, *B* и *C*); вторую стадию развития личинки, на которой фолликулярная оболочка уже разорвана и начинается распрямление хвоста, но эктодермальные ампуллы еще не развиты (фиг. 1, *D*), и третью стадию развития личинки, т. е. вполне сформированную личинку (фиг. 1, *E*). Стадии метаморфоза обозначены по числу дней, протекших со времени его начала, и лишь для самой ранней его стадии, наступающей через $1^1/_2$—2 часа после его начала, я принимаю название стадии «цветка», описание которой будет дано ниже (фиг. 1, *F*).

I. Анатомия личинки

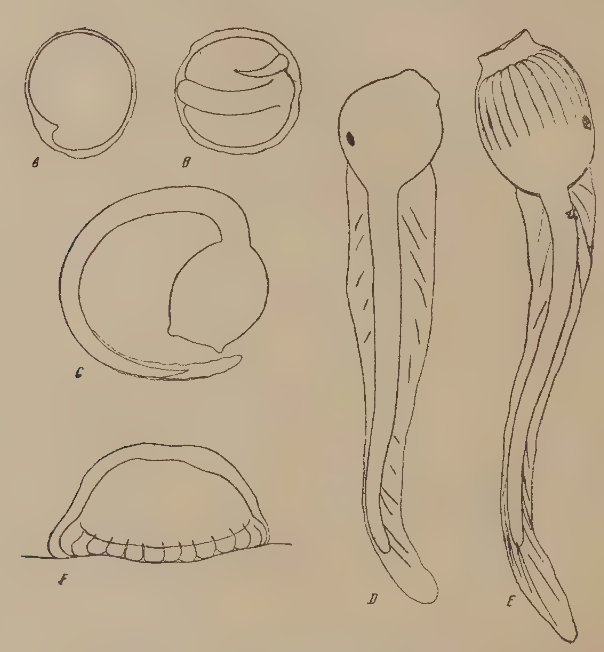
А. Внешний вид и поведение

Тело личинки состоит из массивного эллипсоидного туловища и длинного хвоста, постепенно суживающегося кзади (фиг. 1, *D*, и 2). Личинка Dendrodoa относится к числу самых крупных личинок асцидий и превышает 2 мм (от 2,19 до 2,38 мм).

Хвост по длине более чем в 2 раза превышает туловище. Он несет на всем своем протяжении дорзально и вентрально вертикальный плавник — тонкую пластинку, образованную веществом туники. Пластинка эта кзади продолжается на некоторое расстояние (0,5—0,6 мм) уже после окончания самого хвоста. Плавник исчерчен тонкими линиями, напоминающими плавниковые лучи рыб.

На переднем конце тела личинки находится прикрепительный аппарат. Как уже упоминалось выше, прикрепительный аппарат так же, как и органы

чувств, дал основание Грейву подразделить всех личинок асцидий на 3 группы: тип Molgula не имеет его вовсе, тип Amaroucium, куда относится большинство личинок асцидий, имеет прикрепительный аппарат очень разнообразного строения в форме сосочков или присосок, осложненных разными придатками очень причудливого строения, но прикрепление всегда осуществляется с помощью выделяемого клейкого секрета и никогда — присасыванием; к третьему типу относятся Botryllidae. Прикрепительный аппарат личинок этого типа состоит из трех чувствительных сосочков, расположенных треугольником: один вентрально и два латерально, между которыми натянута тонкая перепонка туники, ограничивающая треугольную вогнутость. Прикрепление происходит путем при-



Фиг. 1. Различные стадии развития Dendrodoa grossularia: *A* — стадия хвостовой почки; *B* — первая стадия развития личинки; *C* и *D* — вторая стадия развития личинки; *E* — стадия свободно плавающей личинки; *F* — начало метаморфоза — стадия «цветка». × 41

сасывания: личинка плотно прижимается передним концом к какой-нибудь гладкой поверхности и, при последующем ослаблении нажима, между сосочками возникает полость с пониженным давлением, обусловливающая прикрепление. Весь аппарат снабжен системой ганглиев и нервов.

Прикрепительный аппарат личинки Dendrodoa полностью отвечает описанию, данному для Botryllidae — сосочки, перепонка туники, ганглии, нервы (см. ниже). Мне не раз приходилось наблюдать прикрепление личинок к стенкам аквариума. Личинки присасываются настолько прочно, что их трудно бывает смыть со стенок банки даже довольно сильной струей воды из пипетки.

И у Botryllidae, и у Styelidae прикрепительный аппарат окружен венцом эктодермальных выпячиваний — ампулл. У Botryllidae (Botryllus, Botrylloides, Polycyclus) этих ампулл всегда 8 (Ганин, 1870; Рейхерт, 1875; Ляиль, 1890; Грейв и Вудбридж, 1924). Ломан в 1911 г. описал 14—20 пальцевидных выпячиваний для Heterocarpa и 15 — для Dendrodoa. В этом пункте мои наблюдения расходятся с данными Ломана. У моих личинок Dendrodoa имеется по 24—30 ампулл, и они имеют не пальцевидную форму, как описывают ее перечисленные

выше авторы, а представляют собой лишь глубокие продольные складки эктодермы. Пальцевидными они становятся лишь с метаморфозом.

Вследствие большого количества окрашенного желтка личинка имеет яркокрасный цвет. Различные части ее окрашены с различной интенсивностью: внутри можно различить темную коническую массу внутренних органов, обращенную вершиной вперед. Спереди и по сторонам от вершины конуса окраска слабее — в этой части личинки находится довольно пространная полость, ограниченная тонкой складчатой эктодермой. Вследствие скопления желтка в клетках хорды, эта последняя просвечивает в хвосте. Интересно, что с возрастом, по мере использования желтка, окраска личинок меняется. Так, на ранних стадиях эмбрионы темнокрасные, потом начинают светлеть. «Цветок», первая стадия метаморфоза, окрашен в розовато-оранжевый цвет. В задней половине личинки, несколько правее медианной линии в виде темного пятна просвечивает статолит.

Личинки Dendrodoa в общем мало подвижны. Поэтому проверить их реакцию на свет и силу тяжести не удалось. Срок свободно плавающей жизни невелик: от 2—3 час. до суток, после чего начинается метаморфоз.

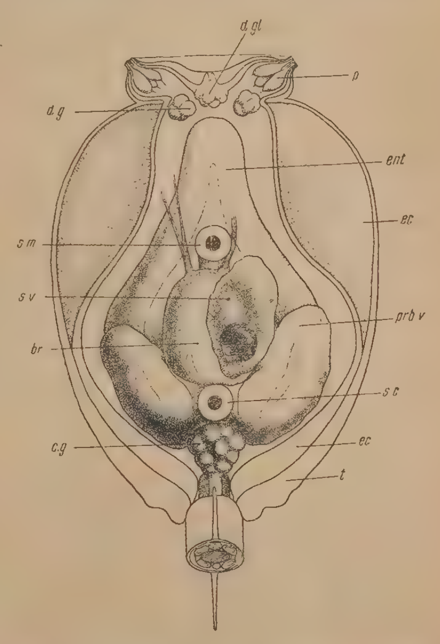
Б. Внутреннее строение личинки

Стенки тела личинки образованы туникой и эктодермой. Туника уже довольно массивна и превышает эктодерму своей толщиной. Она образует общий покров тела, хвостовой плавник, перепонку между сосочками и прослойки между эктодермальными ампуллами. В задней части туловища, у основания хвоста, она значительно толще, чем спереди (фиг. 2). Тонкий наружный слой туники несколько уплотнен. Толща туники у живой личинки кажется гомогенной, а на окрашенных срезах — продольно волокнистой.

Кожа личинки представляет собой однослойный цилиндрический эпителий. В передней части на ампуллах и близ сосочков она тонка и бедна желтком. Кзади она утолщается и становится очень толстой у основания хвоста. Желтка здесь так много, что ядер почти не видно. И эктодерма, и мантия хвоста очень тонки, ядра в них разбросаны редко, гранулы желтка очень мелки. Обе эти оболочки образуют тонкий футляр, одевающий хорду и мышцы. Непосредственно под кожей начинается первичная полость тела, очень обширная спереди. В полости тела находятся кровяные клетки.

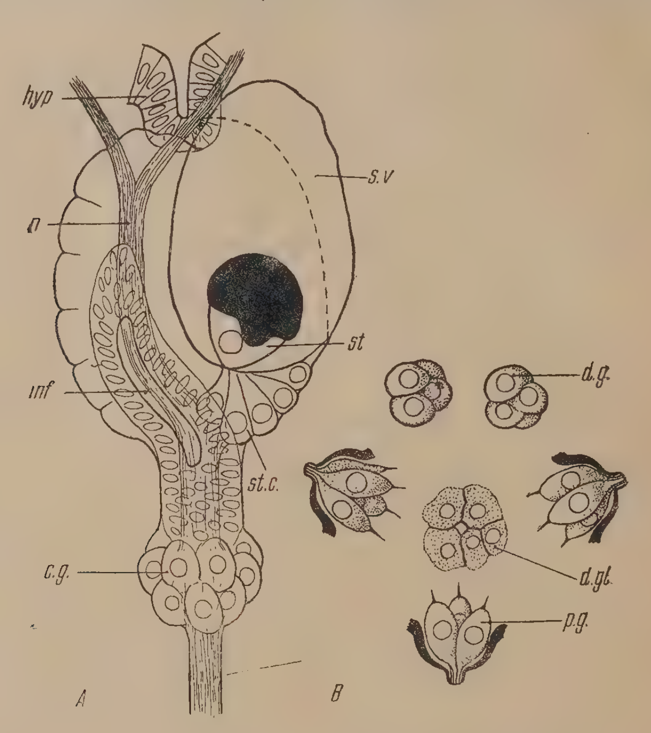
Лярвальными системами органов личинки являются нервная система и хвост, с входящими в его состав мышцами и хордой.

Нервная система личинки состоит из центрального органа, мозга, заключающего в себе чувствительный пузырек со статолитом, нервной трубки, идущей вдоль хвоста над хордой, периферических ганглиев и нервов в области прикрепительного аппарата (фиг. 2 и 3). Мозг лежит дорзально над кишечником между



Фиг. 2. Общий план строения личинки Dendrodoa grossularia: *br* — мозг; *c. g.* — хвостовой ганглий; *d. g.* — дорзальный ганглий; *d. gl* — центральное утолщение кожи прикрепительного аппарата; *ec* — эктодерма; *ent* — энтодерма; *p* — прикрепительный сосочек; *prb. v* — перибранхиальный пузырек; *s. c* — клоакальный сифон; *s. m* — ротовой сифон; *s.v.* — чувствительный пузырек; *t* — туника

зачатками сифонов. В передней его части справа находится большая овальная совершенно замкнутая полость — чувствительный пузырек. Правая, передняя и дорзальная ее стенки очень тонки и представляют собой тонкую мембрану, не содержащую ни ядер, ни желтка. Левая и вентральная стенки пузыря массивны и состоят из больших клеток, содержащих крупные ядра и довольно много желтка (особенно в базальной части мозга). В постеровентральной части мозгового пу-



Фиг. 3. *А* — схема строения центральной нервной системы личинки Dendrodoa grossularia. Вид с дорзальной стороны: *c. g.* — хвостовой ганглий; *hyp* — гипофиз; *inf* — воронка; *n* — нерв; *st* — статолит; *st. c.* — клетки у основания статолита; *s. v.* — чувствительный пузырек. *В* — схема расположения ганглиев прикрепительного аппарата. Вид спереди: *d. g.* — дорзальный ганглий; *d. gl.* — центральное утолщение прикрепительного аппарата; *p. g.* — папиллярный ганглий

зырька находится статолит. Он представляет собой одну большую клетку, которая прикреплена одним концом к стенке пузырька, а на другом несет пигментный колпачок. Вещество колпачка очень хрупко и сильно крошится при резке. Непигментированная часть статолита содержит в себе ядро и желток. Близ основания статолита лежит гроздевидная группа из 6—7 клеток. Трудно сказать, воспринимают ли они давление статолита, или являются зачатком светочувствительных клеток (см. ниже). От основания статолита назад тянется пучок нервных фибрилл, входящих в спинной мозг (фиг. 4).

Как показывает изучение более ранних стадий развития Dendrodoa, полость мозгового пузырька представляет собой остаток полости первичной нервной трубки. На первой стадии развития личинки очень хорошо видно, что передний конец нервной трубки, просвет которой в большей ее части уже низведен до состояния узкой щели, образует большое расширение, в котором спереди и несколько справа уже лежит, обособившись, большая округлая клетка, содержащая некоторое количество пигмента — будущий статолит (фиг. 5, *А*). Стенки

расширения представляют собой непосредственное продолжение стенок нервной трубки. Они всюду одинаковой толщины и состоят из одного слоя клеток. Туловищная часть нервной трубки слегка изогнута в сагиттальной плоскости, следуя округлым контурам туловища личинки, но кажется совершенно прямой при взгляде с дорзальной или вентральной стороны.



Фиг. 4. Фронтальный срез через нервную систему Dendrodoa на стадии свободно плавающей личинки

На второй стадии развития личинки происходит искривление просвета нервной трубки в фронтальной плоскости (фиг. 5, *B*): мозговой пузырек начинает смещаться вправо и назад, оттесняя тем самым лежащий позади отдел нервной трубки влево от первоначальной продольной оси. В результате место перехода просвета нервной трубки в полость пузыря оказывается лежащим не в самой задней его части, а слева, левая же стенка пузыря становится двуслойной. Одновременно происходит некоторое растяжение первоначально левой, а теперь переднеправой стенки пузыря, вследствие чего статолит оказывается лежащим не в передней, а в задней части пузыря. Клетки же первоначально правой, а теперь задне-правой стенки пузыря становятся очень узкими, высокими коническими клетками основания статолита.

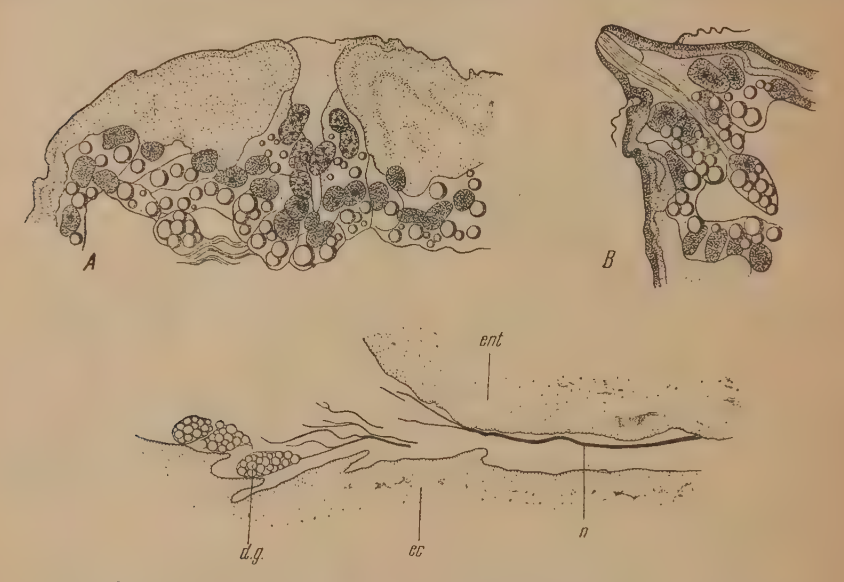
У вполне развитой личинки (3-я стадия) правая стенка пузыря превращается в тонкую пленку, тогда как левая остается толстой и двуслойной. При этом клетки стенок трубки становятся ганглиозными клетками униполярной формы. Их отростки входят в толстый пучок нервных волокон, проходящий на месте просвета трубки (фиг. 4). Последний окончательно исчезает; остатком его является лишь чувствительный пузырек (фиг. 5, *C*).

Фиг. 5. Три стадии развития нервной системы. Схема. *A* — первая стадия развития личинки; *B* — вторая стадия развития личинки; *C* — стадия свободно плавающей личинки. Гипофиз и воронка не изображены

Глаза, характерного для большинства личинок асцидий, у Dendrodoa нет. Этот орган отсутствует также у Molgulidae, повидимому, утративших его в связи с общей редукцией личиночной стадии [Грейв, 1926; Гарстанг (Garstang), 1928]. Статолит личинок Molgulidae ничем не отличается от статолита большинства личинок асцидий и представляет собой яйцевидное образование, в состав кото-

рого вошли две клетки, суженными концами сидящие на стенке пузыря, а на широком конце пигментированные (Грейв, 1926).

Как самостоятельный орган отсутствует глаз и у Botryllidae. Статолит Botryllus соединяет в себе черты строения глаза и статолита. У Botryllus schlosseri, по Грейву и Вудбриджу (Grave and Woodbridge, 1924), он представляет собой пигментированную чашу, прикрепленную плазматической ножкой к стенке пузыря. Отверстие чаши направлено вперед, вправо и вверх. У основания пигментной чаши, в дистальной части ножки, лежит одно ядро. Внутри чаши, на дне ее, находятся 5 бугорков, от которых отходят 5 светочувствительных волокон.



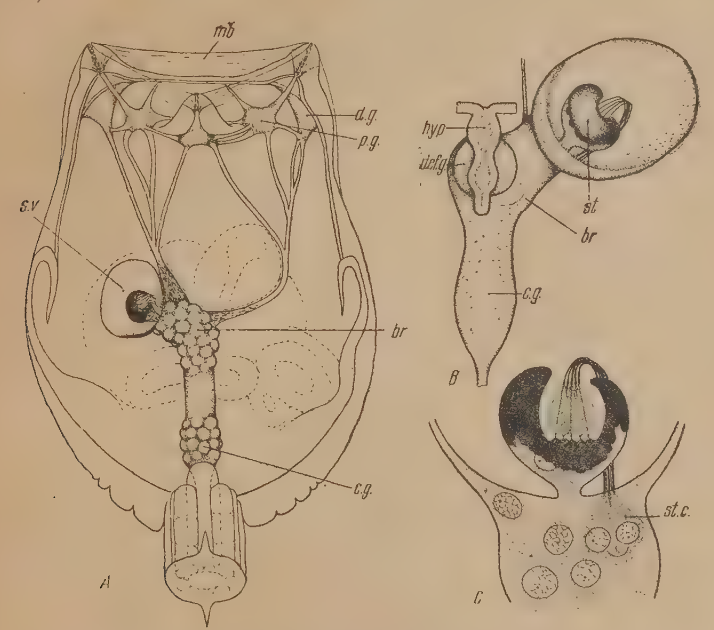
Фиг. 6. *A* — срез через центральное кожное утолщение в прикрепительном аппарате личинки Dendrodoa. × 235. *B* — срез через прикрепительный сосочек личинки Dendrodoa. × 235. *C* — схематическое изображение части продольного среза через личинку Dendrodoa. Видны клетки дорзального ганглия (*d. g.*) и нервы (*n*), лежащие в первичной полости тела, между кишкой (*ent*) и кожей (*ec*). × 165.

Они выходят из чаши одним пучком и входят в стенку пузыря рядом с ножкой чаши, где оканчиваются пятью клетками, отростками которых являются. Каких-нибудь других органов зрения у личинок Botryllus нет, а между тем они реагируют на свет так же хорошо, как и на силу тяжести, что подтверждает правильность трактовки статолита Botryllus как комбинированного органа чувств.

К какому же из этих двух типов «безглазых» личинок стоит ближе личинка Dendrodoa? Личинка Dendrodoa обнаруживает так много других черт сходства с личинками Botryllidae (внешнее и внутреннее строение прикрепительного аппарата, строение хорды, развитие перибранхиальных пузырьков из одного впячивания, вертикальный хвостовой плавник и т. д.), что здесь скорее можно искать гомологий.

Как у Botryllus, статолит Dendrodoa образован одной клеткой. Светочувствительных волокон обнаружить не удалось, но группа грушевидных клеток у основания статолита, возможно, гомологична тем клеткам Botryllus, отростками которых являются волокна. Повидимому, орган чувств личинки Dendrodoa просто сильно недоразвит по сравнению с таковым личинки Botryllus. В пользу этого говорит наличие в нем желтка, а также данные более поздней работы Грейв (1935), показывающие, что пигментная чаша и светорецепторы закладываются друг подле друга независимо и что лишь позднее растущий от своих клеток в полость пузыря пучок волокон входит в пигментную чашу.

Через всю утолщенную левую стенку пузыря проходит мощный пучок нервных волокон. Спереди он раздваивается и выходит из мозга двумя ветвями, огибающими ротовой сифон слева и справа и направляющимися к периферической нервной системе (фиг. 3). По работе Грейва (1932) такие же два нерва идут вперед от мозга у личинки Botryllus (фиг. 7, *A*). Сзади нерв сливается с пучком волокон, идущих от основания статолита, и направляется в хвост. У основания хвоста по ходу нерва имеется скопление крупных клеток — хвостовой ганглий (фиг. 2 и 3).



Фиг. 7. *A* — схема строения нервной системы Botryllus. Вид с вентральной стороны. По Грейву (1932). *B* — схема строений центральной нервной системы Botryllus. Вид с дорзальной стороны. По Грейву и Вудбриджу (1934). *C* — схематическое изображение комбинированного органа чувств Botryllus по Грейву и Вудбриджу (1934): *br* — мозг; *c. g.* — хвостовой ганглий; *d. g.* — дорзальный ганглий прикрепительного аппарата; *def. g.* — дефинитивный ганглий; *hyp* — гипофиз; *mb.* — мембрана; *p. g.* — папиллярный ганглий; *st* — статолит; *st. c.* — светочувствительные клетки; *s. v.* — чувствительный пузырек

Хвостовой нерв, идущий над хордой между дорзальными рядами мышечных клеток, очень тонок и трудно различим как на продольных, так и на поперечных срезах. Видимо, он состоит преимущественно из волокон. По нему к мышцам хвоста проходят двигательные импульсы.

В постеродорзальной части утолщенной левой стенки мозгового пузыря находится небольшая удлиненная и несколько изогнутая полость (фиг. 3). Окружающие ее клетки резко разнятся от остальных клеток нервной системы личинки тем, что очень мелки, многочисленны, содержат темные ядра и почти лишены желтка. Границ клеток здесь почти совсем не видно. Клетки эти заходят довольно далеко назад под клоакальный сифон и накрывают собой нерв с дорзальной стороны и с боков (снизу нерв остается ничем не прикрытым). Самая полость так далеко назад не простирается.

Зачаток этой полости хорошо выражен уже на 2-й стадии развития личинки. Несомненно, что ограничивающие ее клетки образуются из материала нервной трубки, сама же она не связана с просветом нервной трубки и представляет собой новообразование.

В передней части мозга находится гипофиз — короткий канал, передний конец которого открывается в кишку, а задний слепой конец упирается в мозг (фиг. 3). Стенки его образованы цилиндрическими клетками с отчетливыми границами. По происхождению он представляет собой выпячивание глотки в месте слияния энтодермальной кишки с эктодермальным ротовым впячиванием.

Периферическая нервная система Dendrodoa столь похожа на таковую Botryllidae, хорошо изученную Грейвом (1932) для шести видов этого семейства, что удобнее начать с описания последней.

Периферическая нервная система Botryllus niger состоит из пяти ганглиозных образований, три из которых лежат в основании чувствительных сосочков. Клетки этих ганглиев посылают к вершинам сосочков свои отростки, воспринимающие тактильные раздражения.

Два других ганглия лежат дорзо-латерально, прилегая к коже. Им Грейв приписывает роль регуляторов всего прикрепительного аппарата. Дорзальные и папиллярные ганглии связаны друг с другом коммиссурами. Весь комплекс находится в тесной связи с мозгом: два упомянутые выше нерва отходят от мозга и делятся каждый на три ветви, из которых одна идет к вентральному папиллярному ганглию, другая к латеральному папиллярному, а третья к дорзальному ганглию своей стороны. Все это хорошо иллюстрируется схемой самого Грейва (фиг. 7, *A*).

Все описанные Грейвом части я нашла у личинки Dendrodoa (фиг. 3, *B*). Только систему коммиссур мне не удалось восстановить полностью: непрозрачность личинки препятствовала витальному изучению, а на срезах рассыпающиеся на тонкие многочисленные веточки нервы представлены большим количеством мелких обрезков, в которых трудно разобраться.

Как у Botryllidae, внутри каждого чувствительного сосочка Dendrodoa лежит папиллярный ганглий, тесно с ним связанный. Каждый ганглий состоит из нескольких гроздевидно расположенных клеток (фиг. 6, *B*). Дистальные суженные концы клеток в виде довольно толстых продольноволокнистых отростков доходят до самой вершины сосочка; их осязательное значение не вызывает сомнения. В средней части каждой клетки лежит ядро, а внутренний расширенный конец клетки, обращенный к полости тела, содержит довольно много желтка. От каждой клетки отходит нервное волокно, которое пересекает полость тела, не сливаясь на некотором протяжении с другими волокнами.

Дорзальные ганглии у личинки Dendrodoa тоже хорошо выражены. Каждый состоит из 4—5 богатых желтком клеток (фиг. 6, *C*).

Прикрепительный аппарат Dendrodoa содержит в себе одну деталь, не описанную для Botryllidae: в центре пространства между сосочками туника очень тонка, а кожа, наоборот, становится очень толстой и даже кажется двуслойной (фиг. 6, *A*). В центре образования находится глубокое впячивание в виде узкого канала, вокруг которого располагаются бедные желтком клетки с большими светлыми ядрами. От первичной полости тела оно отграничено слоем богатых желтком клеток, представляющих как бы продолжение кожной эпителиальной пластинки. Все образование обильно иннервируется от папиллярных ганглиев. Установлена также связь этого образования с центральной нервной системой. Трудно сказать, представляет ли оно ганглиозное утолщение кожи, или клейкую железу. В пользу последнего предположения говорит наличие канала и нередко наблюдающееся прилипание различных частиц к переднему концу личинки. Против этого предположения говорит отсутствие в клетках вакуолей секрета.

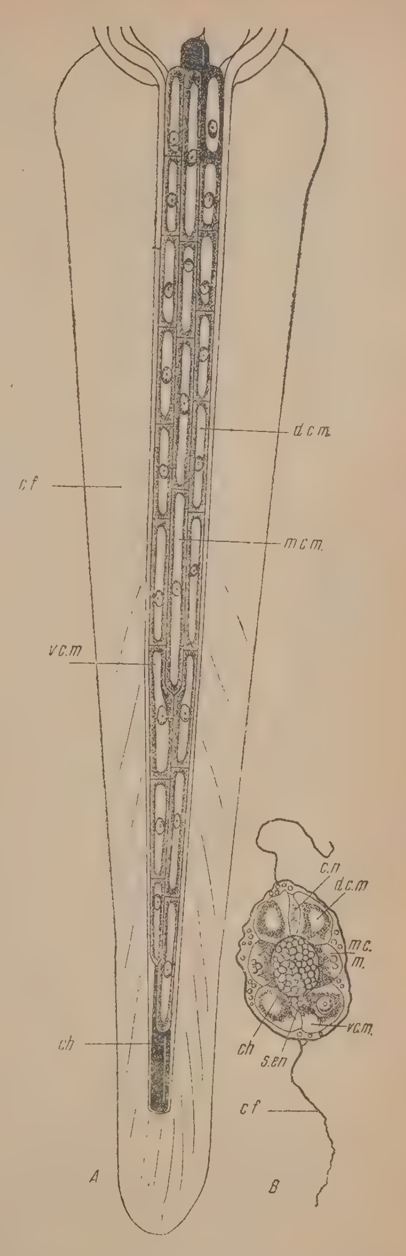
Таким образом, сходство периферической нервной системы личинок Dendrodoa и Botryllus очень велико как в общем, так и во многих деталях. Если принять во внимание, что у личинок других асцидий в прикрепительном аппарате вообще не обнаружены ни ганглии, ни нервы, то самый факт наличия периферической нервной системы у Styelidae и Botryllidae приобретает особое значение.

Другим лярвальным органом — органом передвижения личинки является хвост (фиг. 8). По оси хвоста проходит упругий стержень — хорда. Передний конец ее заходит в туловище и упирается в зачаток кишки. Хорда состоит из

37—40 крупных клеток, содержащих крупные ядра с ядрышками и большое количество желтка. Большие группы желточных гранул, соответствующие одной клетке каждая, просвечивают сквозь покровы хвоста живой личинки, как нитка красных бусин. Вся совокупность этих клеток одета, как футляром, тонкой плотной бесструктурной оболочкой. Границы между клетками хорды видны очень плохо.

Такое строение хорды представляет отклонение от типа, наблюдающегося у большинства личинок асцидий. Типически хорда представляет собой палочку гомогенного вещества, одетую оболочкой. Гомогенное вещество образуется за счет вакуолей, возникающих между клетками хорды, после того, как клетки хорды расположатся одним рядом наподобие столбика монет. Вакуоли эти, сильно разрастаясь, совершенно вытесняют собой клетки. У Molgula citrina (Грейв, 1926) и Amaroucium constellatum (Грейв, 1921) не остается никаких следов клеточного происхождения хорды. У Phallusia mammillata ядра клеток оттесняются к периферии, где сохраняются, входя в состав влагалища хорды (Ковалевский, 1870). То же отмечает Зелигер (Seeliger, 1893—1907) для Ciona. У Clavelina lepadiformis происходит некоторое недоразвитие хорды — клетки сохраняются в виде тонких двояковогнутых дисков между вакуолями (Зелигер, 1885; Гайнманн, 1905). Ни в одном из этих случаев в хорде не происходит отложения питательных веществ. У личинки же Dendrodoa вакуоли совсем не образуются. Вся ее масса слагается из клеток, набитых желтком. Желток сохраняется в хорде до самого момента дегенерации хорды при метаморфозе (фиг. 10). Подобное строение хорды имеется только у семейства Botryllidae: Botryllus schlosseri (Грейв и Вудбридж, 1924), B. niger, Symplegma viride, Polyandrocarpa tincta, P. gravei (Грейв, 1932). Такое большое количество желтка в хорде Botryllidae Грейв связывает с сравнительно длинным периодом свободного плавания. Так как и к окончанию этого периода в хорде остается много желтка, то вернее было бы считать хорду недоразвитой.

По бокам хорды тянутся 2 мышечные ленты. Каждая лента состоит из трех рядов клеток, но средний ряд продолжается лишь на двух передних третях хвоста, так что в задней трети каждая лента состоит лишь из двух рядов клеток, один из которых, чаще дорзальный, несколько длиннее другого. Мышечные ленты короче хорды и оставляют оба ее конца голыми (фиг. 8, *A*).



Фиг. 8. *A* — схема строения хвоста личинки Dendrodoa. Вид слева. *B* — поперечный разрез хвоста. *c. f.* — хвостовой плавник; *ch* — хорда; *c. n* — хвостовой нерв; *d. c. m* — дорзальный ряд мышечных клеток; *m. c. m.* — средний ряд мышечных клеток; *v. c. m.* — вентральный ряд мышечных клеток; *s. en.* — субхордальная энтодерма

Мышечные клетки очень крупны и варьируют в размерах: передние клетки дорзальных и вентральных рядов от 90 до 120 μ, а последние клетки среднего ряда от 250 до 330 μ. Форма клеток цилиндрическая. Центральная часть занята плазмой. Здесь лежит крупное овальное ядро с ядрышком, достигающее 28 μ в длину. Снаружи клетки одеты слоем сократительной субстанции — клетки дорзальных и вентральных рядов со всех сторон, а клетки среднего ряда лишь со стороны, прилегающей к хорде (фиг. 8, *B*). На сагиттальных срезах хорошо видны поперечнополосатые фибриллы, тянущиеся через всю клетку. Направление фибрилл не параллельно длинной оси клеток и всего хвоста, а несколько скошено, как и у других личинок асцидий.

Число мышечных клеток каждого ряда варьирует так мало, что может итти речь о константности. В крайних рядах бывает обычно 9 клеток, но в укороченном ряду, каким чаще бывает вентральный, девятая клетка уменьшена в размерах или вовсе отсутствует. В среднем ряду всегда бывает 4 клетки. Всего 42—44 клетки.

Этим исчерпываются все функционирующие органы личинки. Все остальные ее части представляют собой неоформившиеся эмбриональные образования.

В. Нефункционирующие системы органов

Таким недоразвитым органом является прежде всего кишечник (фиг. 2). Он представляет собой большой мешок, еще не подразделенный на отделы и заполняющий большую часть полости тела личинки. Стенки его очень толсты и состоят из одного ряда цилиндрических клеток. Кишечник спереди конически сужен и вдается далеко вперед за ротовой сифон, а сзади сильно расширяется. Дорзальная стенка кишечного мешка прогнута внутрь — в ее вогнутости лежит мозг. В антеродорзальной своей части кишечник сливается с сифональным впячиванием, и просвет одного переходит в просвет другого. Но наружу сифон не открывается, его отверстие заткнуто пробкой из материала туники. Определить границу эктодермы и энтодермы невозможно.

В постеродорзальной части кишечного мешка, с боков, к нему примыкают два перибранхиальных пузырька (фиг. 2). Стенки их тоже состоят из однослойного цилиндрического эпителия, но тоньше, чем стенки кишки. Антеровентральные концы перибранхиальных пузырьков слиты с кишечником, так что трудно найти границу между ними, а задние, сливаясь друг с другом, образуют клоакальный сифон. Полости всех трех органов (сифона, перибранхиальных пузырьков и кишечника) сообщаются. Связь перибранхиальных пузырьков с кишкой осуществляется посредством одной пары жаберных щелей. Клоакальный сифон тоже заткнут мантией.

Перибранхиальные пузырьки происходят путем раздвоения одного клоакального впячивания, как у Botryllidae, в отличие от всех остальных асцидий, у которых перибранхиальные пузырьки образуются из двух впячиваний эктодермы, независимых от клоакального сифона.

На поперечных срезах хвоста, между вентральными мышечными клетками под хордой часто бывает видно несколько гранул желтка. Так как желток у личинки Dendrodoa внеклеточно не встречается, то надо предполагать, что здесь проходит тяж клеток, отвечающий субхордальной энтодерме некоторых других личинок асцидий (фиг. 8, *B*).

Из описания видно, что жаберно-кишечный аппарат личинки Dendrodoa находится на более ранней стадии развития, чем у личинки Botryllus, у которой кишка уже расчленена на отделы и имеется много пар жаберных щелей.

Большинство мезенхимных клеток личинки уже дифференцировалось в характерные формы кровяных элементов. Лишь вокруг сифонов имеются плотные скопления мезенхимы, представляющие собой зачатки сифональной мускулатуры.

Таким образом, личинка Dendrodoa обнаруживает большое сходство с личинками Botryllidae в следующих пунктах: 1) строение прикрепительного аппарата и его иннервация; 2) венец эктодермальных ампулл вокруг органов при-

крепления; 3) общий план строения центральной нервной системы; 4) способ развития перибранхиальных пузырьков и клоакального сифона из одного общего впячивания; 5) строение хорды, сохраняющей клеточную структуру, совсем не образующей вакуолей и служащей хранилищем питательных запасов; 6) вертикальный хвостовой плавник.

Если такую черту строения, как вертикальный плавник, можно связать с какими-нибудь внешними условиями (вертикальный плавник является боковым рулем, а горизонтальный — рулем глубины и лучше приспособлен к поднятию личинки со дна), а другую особенность личинок Dendrodoa и Botryllus, именно, хорду, служащую резервуаром для питательных веществ, можно объяснить большим количеством желтка вообще, то такие признаки, как строение органов прикрепления и чувств и способ образования перибранхиальных пузырьков, несомненно, указывают на близкое филогенетическое родство семейств Styelidae и Botryllidae.

Личинка Dendrodoa вылупляется на несколько более ранней стадии развития, чем личинка Botryllus, что выражается в недоразвитии эктодермальных ампулл, нервной системы и жаберно-кишечного аппарата.

II. Метаморфоз

Время свободного плавания личинки очень непродолжительно и измеряется часами, но отдельные экземпляры иногда не начинают метаморфоза в течение суток и больше. Такие вариации, вероятно, объясняются тем, что личинка покидает атриум матери на разных стадиях развития. При вскрытии взрослых асцидий в перибранхиальной полости часто попадались, на ряду с эмбрионами и готовыми личинками, первые стадии метаморфоза, запоздавшие с выходом наружу. Возможно, что отдельные личинки выходят недоразвитыми и потому начинают метаморфоз позднее.

Первые стадии метаморфоза, найденные при вскрытии (личинки с укороченным хвостом и начавшими вздуваться ампуллами и даже экземпляры, совершенно лишенные хвоста и приобретшие характерный вид цветка), при детальном исследовании на срезах не обнаружили никаких отличий от соответствующих стадий при нормальном развитии. Можно допустить лишь, что постэмбриональное развитие внутри тела матери идет медленнее, чем в нормальных условиях, так как нормально личинка очень быстро проходит стадию с укороченным хвостом, при вскрытии же эта стадия попадается довольно часто.

Дальше стадии «цветка» развитие внутри тела матери не идет. Повидимому, большая часть «цветков» хотя и с опозданием, но выходит наружу, те же, которым это не удалось, — дегенерируют. Тем не менее, возможность прохождения начала метаморфоза в теле материнской асцидии представляет собой известный интерес. Это явление очень характерно для семейства Molgulidae, у многих представителей которого прохождение метаморфоза в теле матери стало правилом, а у некоторых представителей его личинка вообще не образуется (Molgula bleizi, M. colaensis). Причины этого явления остались невыясненными (Берриль, 1931).

Для других асцидий это явление не описано. Однако у Dendrodoa grossularia оно хотя и не стало правилом, но встречается довольно часто (у 30% экземпляров взрослых асцидий, в которых вообще были найдены эмбрионы). Часто попадались начавшие метаморфоз личинки при вскрытии других видов беломорских асцидий, например, Phallusia prunum (у 50% асцидий, содержащих эмбрионов).

Возможно, что такое частое выпадение свободно плавающей стадии развития и распространение вынашивания на первые стадии метаморфоза у Dendrodoa grossularia и Phallusia prunum стоит в связи с условиями их существования в Белом море, т. е. в холодноводном бассейне.

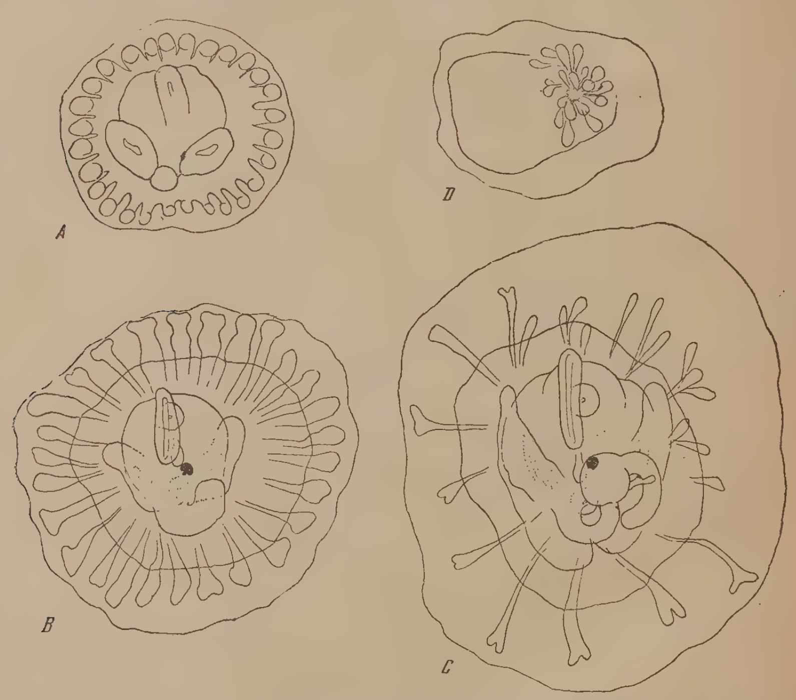
Обычно метаморфоз начинается после прикрепления личинки, но у меня громадное большинство личинок проходило метаморфоз без прикрепления. Однако это нисколько не препятствовало нормальному развитию будущей асци-

дии и отражалось только на ее внешней форме: прикрепленные экземпляры распластываются на поверхности субстрата и становятся более сплющенными.

Хотя прикрепительный аппарат личинки втягивается и резорбируется с самого начала метаморфоза, тем не менее животные остаются прикрепленными и после его дегенерации, а не прикрепившиеся сохраняют способность прикрепляться и на более поздних стадиях (но уже не так прочно и правильно, иногда — боком). Повидимому, прикрепительный аппарат нужен лишь в первый момент метаморфоза, а потом прикрепление осуществляется за счет клейких свойств мантии на бывшем переднем конце личинки.

А. Внешние изменения

Внешними признаками начавшегося метаморфоза являются быстрое развитие кожных выпячиваний и редукция хвоста.



Фиг. 9. *A B* и *C* — внешний вид различных стадий метаморфоза с вентральной стороны: *A* — стадия «цветка»; *B* — 19 дней метаморфоза; *C* — 22 дня метаморфоза *D* — поверхностный срез через позднюю стадию метаморфоза, отсекший подошву животного. Видны только полувтянутые ампуллы. × 55

Кожные выпячивания, представлявшие собой на стадии личинки продольные складки эктодермы, во время метаморфоза становятся булавовидными. Одновременно происходит втягивание прикрепительного аппарата, и на переднем конце личинки (подошва будущей асцидии) внутри венца ампулл образуется вогнутость. Животное напоминает собой чашечку цветка (откуда название стадии), причем ампуллы отвечают лепесткам (фиг. 1, 9, *A*).

С дальнейшим ходом развития ампуллы сильно разрастаются — удлиняются, а иногда и раздваиваются на концах (фиг. 9, *B*), достигая максимального развития приблизительно на 15-й день метаморфоза, после чего начинается их редукция: они стягиваются к центру подошвы асцидий и исчезают (фиг. 9, *D*).

Повидимому, ампуллы являются провизорным органом стадии метаморфоза, так как, не функционируя у личинки, они не используются также и взрослым животным.

Грейв и Вудбридж (1924) считают ампуллы Botryllus зачатком васкулярной системы мантии, но так как взрослые Dendrodoa не имеют сосудов в мантии, то для этого случая такое предположение невозможно. Вероятнее всего они несут респираторную функцию. Естественно предположить, что во время метаморфоза, когда происходит быстрая перестройка всей организации животного, появляется потребность в особом органе дыхания, каковыми являются ампуллы. Когда же сифоны прорываются и начинает функционировать дефинитивный дыхательный аппарат, что можно предположить уже на 15-й день метаморфоза, этот временный дыхательный аппарат редуцируется.

Втягивание хвоста происходит очень быстро: через полчаса после начала втягивания хвоста от него остается лишь прозрачный мантийный чехол, который через некоторое время тоже исчезает (возможно, отбрасывается).

Интересно, что эти два внешних признака метаморфоза — редукция хвоста и развитие ампулл — протекают независимо друг от друга. Хотя большей частью они происходят одновременно, но нередко какой-нибудь из этих процессов значительно опережает другой.

Скорость развития отдельных особей тоже довольно сильно вариирует.

Б. Редукция хвоста

После втягивания хвоста крупные мышечные и хордальные клетки оказываются лежащими в полости тела (фиг. 10) и медленно фагоцитируются.



Фиг. 10. Разрез через начавший втягиваться хвост личинки Dendrodoa: *c. m.* — мышечные клетки; *ch* — клетки хорды

В. Изменения в нервной системе

Наиболее интересные изменения происходят в нервной системе. Уже в самом начале метаморфоза (у нескольких экземпляров с полувтянутым хвостом и только начинающими вздуваться ампуллами) все личиночные части нервной системы начинают резорбироваться: клетки округляются и расходятся друг от друга, становясь независимыми. Гипофиз и изогнутая полость, в стенках которых наблюдается увеличение числа кариокинезов, наоборот, начинают расти навстречу

друг другу до полного слияния. Так как передний конец изогнутой полости занимает в нервной системе самое дорзальное положение, а гипофиз подходит к чувствительному пузырьку с антеровентральной стороны, то оба зачатка в месте их соприкосновения образуют довольно крутой изгиб, хорошо видный на фиг. 11, изображающей сагиттальный срез через начавшую метаморфоз личинку. Срез прошел через стенку изогнутой полости, сама полость в него не попала. Просветы обоих зачатков еще не слились. На несколько более поздней стадии, но все еще не достигшей стадии «цветка», соединяются и их просветы, и оба зачатка образуют единый орган, состоящий из широкой веретенообразной полости (изогнутая полость личинки), сообщающейся при помощи ресничного канала (гипофиз) с жаберной полостью. Под изогнутой полостью, тесно с ней соприкасаясь, лежит группа клеток, через центр которой в продольном направлении уже тянется тонкий пучок нервных фибрилл — это зачаток дефинитивного ганглия асцидии, происшедший от разрастания вентральной стенки изогнутой полости.



Фиг. 11. Разрез через нервную систему начавшей метаморфоз личинки Dendrodoa: hyp — гипофиз; × 217

От личиночных частей нервной системы к этому моменту уже не осталось ничего, кроме статолита, лежащего неподалеку в полости тела. Таким образом, гистолиз личиночных частей нервной системы происходит очень быстро.

Дальнейшее развитие нервной системы идет уже более медленно и заключается в увеличении всех ее частей, главным образом, ганглия (фиг. 12, *B* и *C*).

В дальнейшем изогнутая полость становится субневральной железой взрослого животного, гипофиз превращается в воронковидно-расширенный ее выводной проток и только ганглий, возникший из вентральной стенки изогнутой полости, несет нервную функцию в узком смысле слова.

Таким образом, дефинитивная нервная система Dendrodoa образуется из двух зачатков: изогнутой полости неврального происхождения и гипофиза, происходящего от стенок глотки. Посредством последнего нервная система Dendrodoa связана с жаберной полостью.

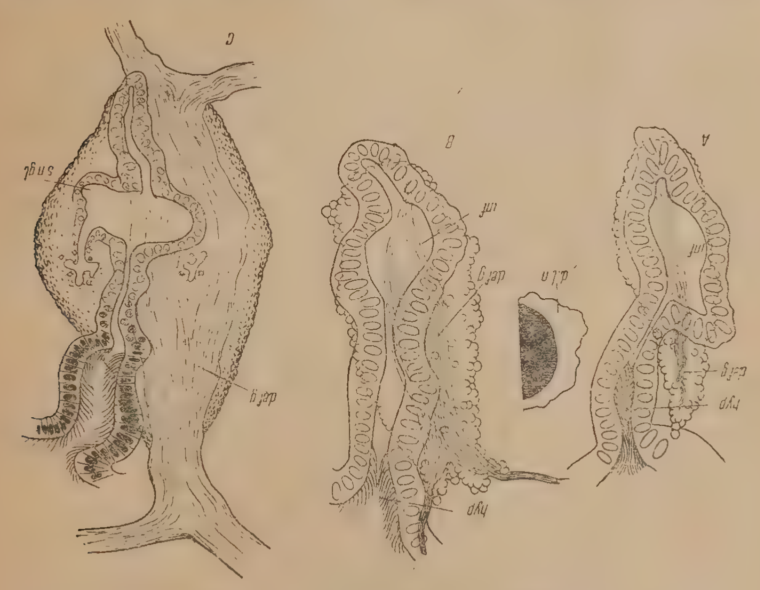
Связь между нервной системой и жаберной полостью у асцидий известна еще со времен Ковалевского (1870). В самых старых работах орган, осуществляющий эту связь и дающий начало дефинитивному ганглию, называется ресничной ямкой [Ковалевский, Ляиль, 1887; Шелдон (Sheldon), 1887, и Зелигер, 1907]. Потом под влиянием идеи гомологии ресничной ямки с гипофизом позвоночных [1]

[1] Идея эта базировалась сначала лишь на морфологических данных, но за последние годы нашла поддержку со стороны физиологии. Батчер (Butcher, 1930) у Molgula manhattensis и Бек и Флоркин (Back and Florkin, 1935) у Ciona нашли в невральной железе ряд гормонов, близких по своему действию к гормонам задней доли гипофиза позвоночных. (Цитировано по Huus, 1937).

в литературу вошли названия гипофиз [Виллей (Willey), 1893; Дама (Damas), 1902; Грейв и Вудбридж, 1924; Грейв, 1921, 1926; Гарстанг, 1928] и воронка (Заленский, 1893 и 1894).

Орган позвоночных, с которым гомологизируется ресничная ямка асцидий, слагается из двух частей: воронки (infundibulum) — выпячивание стенки промежуточного мозга — и гипофиза (hypophysis cerebri) — выпячивание stomodaeum.

Относительно происхождения мерцательной ямки у асцидий мнения авторов расходятся. Большинство считает, что ресничная ямка целиком неврального происхождения (Ковалевский, Ляиль, Шелдон, Зелигер, 1907; Заленский, Гарстанг), другие полагают, что ресничная ямка происходит путем впячивания жаберной полости [Бенеден и Жулен (van Beneden et Julin), 1884; Зелигер, 1885; Дама]. В первом случае она соответствовала бы только воронке позвоночных, во втором — только гипофизу. Самый выбор названия «воронка» или «гипофиз» намекает на предполагаемую гомологию с той или иной частью позвоночных. Поэтому я считаю более осторожным употреблять нейтральное название «ресничная ямка».



Фиг. 12. Три реконструкции нервной системы Dendrodoa: *A* — на стадии «цветка»; *B* — на 12-й день метаморфоза; *C* — взрослой асцидии; *def. g.* — дефинитивный ганглий; *d. l. n* — дегенерирующие части личиночной нервной системы; *hyp* — гипофиз; *inf* — воронка; *s. n. gl*—субневральная железа. *A* и *B*. × 235; *C*. × 100

Только Виллей (1893), подробно изучавший развитие ресничной ямки у Ciona intestinalis и Clavellina lepadiformis и считавший ее в основном продуктом нервной трубки, допускает, что воронковидно-расширенная передняя часть ресничной ямки происходит путем эвагинации жаберной полости уже после установления связи между ней и нервной системой и на этом допущении строит гомологию ресничной ямки асцидий с обоими зачатками позвоночных.

Зелигер (1893—1907) решительно отвергает предположение Виллей, что воронковидно-расширенная часть ресничной ямки происходит за счет жаберной полости, а заодно и идею гомологии ресничной ямки с гипофизом позвоночных. По его мнению, за счет жаберной полости, возможно, происходит лишь снабжение длинными ресничками края отверстия ресничной ямки.

В этом отношении личинка Dendrodoa оказалась особенно интересной, так как ее ресничная ямка развивается из двух зачатков, неврального и глоточного, очень хорошо выраженных еще тогда, когда между глоткой и зачатком дефинитивной нервной системы еще нет связи. Нет сомнений, что гипофиз Dendrodoa действительно гомологичен hypophysis cerebri позвоночных, а изогнутая полость — infundibulum.

Периферические ганглии личинки дегенерируют так же быстро, как и другие части личиночной нервной системы.

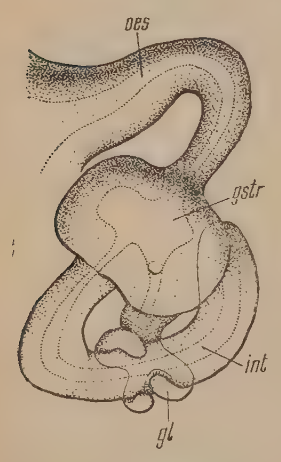
Д. Развитие жаберно-кишечного аппарата

Развитие жаберно-кишечного аппарата во время метаморфоза продолжается так же плавно, как и до него.

В начале метаморфоза у животного, только что достигшего стадии «цветка», кишечник все еще представляет собой образование с массивными набитыми желтком стенками и щелевидным просветом. Но в нем уже можно различить расширенную переднюю часть (будущая жаберная полость) и более узкую заднюю, загибающуюся вперед на вентральную сторону и несколько влево (зачаток пищеварительного отдела).

Перибранхиальные пузырьки сильно увеличиваются в объеме вследствие растяжения их стенок (фиг. 9, *А*).

На 12-й день метаморфоза просвет жаберной полости расширяется и стенки ее становятся тоньше, а в области жаберных щелей заметно беднеют желтком. Дно жаберной полости, где предстоит образоваться эндостилю, все еще остается массивным. Стенки перибранхиальных пузырьков утончаются до состояния мембраны, содержащей ядра. Прорывается вторая пара жаберных щелей. По краям щелей появляются реснички. Сифоны все еще закупорены веществом туники; стенки их носят отчетливый эпителиальный характер и почти свободны от желтка. Вокруг них уже появились отдельные мышечные волокна мезенхимного происхождения, кольцевые и радиальные.



Фиг. 13. Схема строения пищеварительной части кишечника Dendrodoa в конце метаморфоза: *oes* — пищевод; *gstr* — желудок; *gl* — пищеварительные железы; *int* — петлевидная кишка

Задний суженный отдел кишки сильно удлиняется. В нем можно различить пищевод, шаровидное расширение — желудок — и петлевидную, слепо оканчивающуюся кишку. От желудка отходит узкий вырост, дающий 2—3 ветви, подходящие к средней части кишки — зачаток пищеварительной железы, многочисленные выросты которой опутывают среднюю кишку взрослого животного (Darmumspinnende Drüse немецких авторов, фиг. 13).

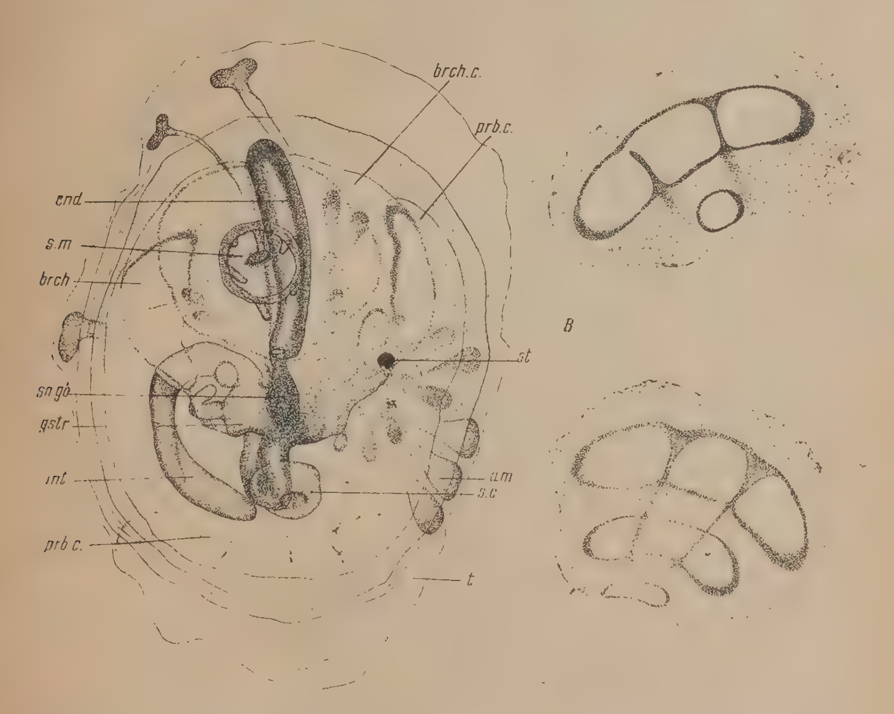
На 22-й день метаморфоза животное уже очень близко к взрослому состоянию. Число жаберных щелей сильно увеличивается. Позади старых жаберных щелей возникают новые, так что число первичных перфораций достигает 3—4 с каждой стороны. Кроме того, начинается подразделение каждой первичной перфорации двумя поперечными перегородками на три вторичные. Подразделение начинается с передних щелей, раньше возникших и потому достигающих наибольших размеров. Часто развитие жаберных щелей идет несимметрично, и одна сторона (обычно правая) несколько опережает другую (фиг. 14).

На границах ротового сифона с жаберной полостью и клоакального сифона с клоакой образуется по кольцевой складке. Каждая складка снабжена шестью пальцевидными выростами, тентакелями, торчащими в просвет полостей. Сифоны прорываются наружу уже на 15-й день метаморфоза (фиг. 15).

Эндостиль, в виде глубокого толстостенного желоба, резко отграничен от остальных частей жаберной полости. В его глубине уже появились реснички. В более глубоких частях он уже совсем свободен от желтка.

Воронковидный пищевод несет длинные реснички. Стенки желудка и кишки резко беднеют желтком, и некоторые клетки начинают отличаться от соседних своим светлым содержимым.

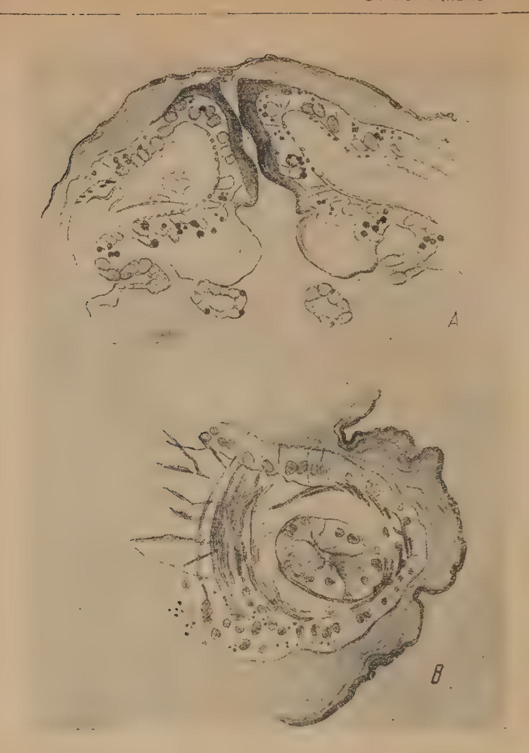
В общем, однако, развитие кишки еще не закончено, и она не функционирует.



Фиг. 14. *A* — Dendrodoa grossularia на 19-й день метаморфоза (по тотальному препарату): *am* — ампуллы; *brch* — жаберные щели; *brch. c.* — жаберная полость; *end* — эндостиль; *gstr* — желудок; *int* — кишка; *prb. c.* — перибранхиальная полость; *s. c.* — клоакальный сифон; *s. m.* — ротовой сифон; *s. n. gl.* — субневральная железа; *st* — статолит; *t* — туника подошвы. × 82. *B* — жаберные щели левой стороны на 19-й день метаморфоза. *C* — то же для правой стороны

Конец метаморфоза. Среди исследованных экземпляров нашелся один, несколько опередивший остальные в своем развитии. Его кишечник содержал остатки различных морских водорослей и другие частицы, служащие пищей асцидиям. Средняя кишка этого животного уже ясно оплетена ветвями Darmumspinnende Drüse (фиг. 16, *A*); в эндостиле хорошо выражено 6 железистых и 7 ресничных полос, причем реснички непарной средней полосы уже настолько длинны, что высовываются из эндостиля (фиг. 16, *C*); на дорзальной стороне жаберной полости уже развита свешивающаяся и снабженная ресничками дорзальная складка (фиг. 16, *B*), в которой лежит нервный ганглий. Во всем теле животного не осталось ни одной желточной гранулы. Метаморфоз можно считать оконченным.

Итак, мы видим, что метаморфоз Dendrodoa длится больше 20 дней. У Botryllus длительность метаморфоза измеряется часами. Такие различия в длительности метаморфоза объясняются различной степенью развития имагинальных органов в момент вылупления личинки.



Фиг. 15. Продольный (*A*) и поперечный (*B*) разрезы через сифоны Dendrodoa на 22-й день метаморфоза



Фиг. 16. Различные части жаберно-кишечного аппарата только что закончившей метаморфоз Dendrodoa: *A* — кишка; *B* — дорзальная складка жаберной полости; *C* — эндостиль; *brch* — жаберная щель; *def. g* — дефинитивный ганглий; *d. f.* — дорзальная складка; *gl* — пищеварительная железа; *int* — стенки кишки; *prb.* — стенка перибранхиальной полости. × 315

Выводы

Исследуя организацию личинки Dendrodoa grossularia, я обнаружила большое ее сходство с личинкой Botryllus (Grave, 1932, 1935; Grave and Woodbridge, 1924). Сходство это выражается в наличии прикрепительного аппарата, состоящего из трех чувствительных сосочков, между которыми натянута тонкая перепонка из вещества туники, ограничивающая треугольную полость, функционирующую как присоска. Как и у Botryllus, вокруг прикрепительного аппарата располагается венец эктодермальных ампулл, но у личинки Dendrodoa они еще слабо развиты и представляют собой желобовидные выпячивания кожи. Булавовидными они становятся лишь во время метаморфоза. Число их равно 24—30.

Хорда Dendrodoa, как и у Botryllus, не претерпевает вакуолярного перерождения и содержит много желтка.

Большое сходство обнаруживается в строении нервной системы обеих личинок. У Dendrodoa она состоит из центрального органа — мозга, хвостового ганглия, нервного тяжа над хордой в хвосте и системы ганглиев прикрепительного аппарата (3 папиллярных ганглия и 2 дорзальных), связанных с мозгом. Мозговой пузырек Dendrodoa содержит в себе статолит, образованный одной клеткой. У основания статолита располагается группа грушевидных клеток, видимо, соответствующих светочувствительным клеткам Botryllus. Установить какую-нибудь связь между этими клетками и статолитом не удалось. Поэтому мозг Dendrodoa напоминает несколько недоразвитый мозг Botryllus.

Такую недоразвитость личиночной нервной системы Dendrodoa можно поставить в связь с малой подвижностью личинки и частым выпадением стадии свободно плавающей личинки.

На более ранней ступени развития (по сравнению с Botryllus) находятся и имагинальные зачатки: infundibulum и hypophysis, уже хорошо выраженные, но еще не вступившие в связь друг с другом; зачаток кишки еще не расчленен на отделы и соединяется лишь одной парой жаберных щелей с перибранхиальными пузырьками (развивающимися, как и у Botryllus, путем раздвоения одного атриального впячивания).

Таким образом, личинка Dendrodoa вылупляется на более ранней стадии, чем личинка Botryllus. Следствием этого является более длительный период метаморфоза, который у Dendrodoa тянется более 20 дней, а у Botryllus измеряется часами.

ЛИТЕРАТУРА

1. Ганин, Новые факты о развитии асцидий, Изв. Варшавского ун-та, 1870.
2. Заленский, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Synascidien, Mitt. Zool. St. Neapol., Bd. II, 1894—1895.
3. Заленский, Morphologische Studien an Tunicaten, Morph. Jahrbuch, 20, 1893.
4. Ковалевский, Entwicklungsgeschichte der einfachen Ascidien, Mém. de l'Acad. Imp. des Sci. de St. Pétersbourg, t. X, № 15, 1866.
5. Ковалевский, Weitere Studien über die Entwicklung der einfachen Ascidien, Arch. f. micr. Anat., Bd. 27, 1870.
6. Berrill, VI Studies in Tunicata Development. II Molgulidae, Philos. Trans. of the Royal Soc. of London, Ser. B, v. 219, 1931.
7. Berrill, Cell division and differentiation in asexual and sexual development, Journ. of Morphology, v. 57, 353, 1935.
8. Berrill, Cell number and organization, Growth, v. 1, 211, 1937.
9. Garstang W. and C., On the development of Botrylloides, Quart. Journ. of Micr. Sci., v. 72, 1928.
10. Garstang W., The morphology of the Tunicata and its bearings on the phylogeny of the Chordata, Quart. Journ. of Micr. Sci., v. 72, 1928.
11. Grave, Amaroucium constellatum II. Structure of the tadpole larva, Journ. Morph., XXXVI, 1921.
12. Grave and Woodbridge, Botryllus schlosseri, the behaviour and morphology of free swimming larva, Journ. Morph., XXXIX, 1924.

13. G r a v e, Molgula citrina, Activities and structure of the free-swimming larva, Journ. Morph XLII, 1926.
14. G r a v e, Duration of the larval life of Ascidians, Anat. Rec., 37, 1927.
15. G r a v e, The Botryllus type of Ascidian larva. Papers from the Tortugas Laboratory, v. 28 1932.
16. G r a v e, Development of the sense organs of the larva of Botryllus, Journ. Morph., v. 57. I, 1935.
17. H e i n m a n n, Untersuchungen über die Entwicklung des Mesoderms und den Bau des Ruderschwanzes bei den Ascidienlarven, Zeitschr. wiss. Zool., Bd. LXXIX, Heft 1, 1905.
18. H u u s, Ascidiaceae, Handbuch der Zoologie (gegr. Kükenthal), Bd. V, Lief. 6, 1937.
19. J u l i n, Les Ascidies des côtes du Boulonnais, Rech. sur l'anatomie et l'embryogénie de Styelopsis grossularia, Bull. Sci. France Belgique, ser. IV, v. III, 1892.
20. K r o h n, Ueber die Entwicklung der Ascidien, Arch. f. Anat., Physiologie und wiss. Medizin, 1852.
21. K u p f e r, Zur Entwicklung der einfachen Ascidien, Arch. micr. Anat., Bd. VIII, 1872.
22. L a h i l l e, Recherches sur les Tunicers des Côtés de France, Toulouse, 1890.
23. L o h m a n n, Die Ascidienlarven des Nordischen Plancton, Nord. Plancton, Lfg. 13, III. 1911.
24. R i e d l i n g e r, Untersuchungen über den Bau von Stylopsis grossularia der Ost-See, Abh. d. Kaiserl. Leop.-Carol. Deutsch. Akademie der Naturforsch., Bd. LXXXI, № I, 1902.
25. S e e l i g e r, Die Entwicklungsgeschichte d. soc. Ascidien, Jen. Zeitschrift f. Naturwiss. Bd. XVIII, XI, 1885.
26. S e e l i g e r, Ascidiaceae s. Tethyoidea, Bronn's Klassen und Ordnungen des Tierreiches, Bd. 3, Supplement, 1893—1907.
27. W i l l e y, II The development of the neurohypophysial system in Ciona und Clavelina. with an account of the origin of the sense organs in Ascidia mentula, Quart. Journ. Micr.. Sci., XXXIV u. XXXV, 1893.
28. W o o d b r i d g e, Botryllus schlosseri: The behaviour of the larva with special reference to the habitat, Biol. Bull. Woods Hole, 47, 1924.

O. M. KASAS. STRUCTURE OF THE LARVAE OF ASCIDIANS DENDRODOA GROSSULARIA AND THEIR METAMORPHOSIS

SUMMARY

Studying the structure of larvae of D e n d r o d o a g r o s s u l a r i a, the writer found that it closely resembles that of B o t r y l l u s larvae (Grave, 1932. 1935; Grave and Woodbridge, 1924). Both these larvae possess an apparatus for fixation, consisting of three papillae, between which is stretched a fine membrane made of the same substance as the test, the whole enclosing a triangular cavity functioning as a sucker. As in B o t r y l l u s, around this apparatus there is a ring of ectodermal ampullae, but in D e n d r o d o a larvae these are only slightly developed and constitute mere grooved swellings of the skin. They do not become pin-headed in shape until the time of metamorphosis. They number from 24 to 30.

The notochord of a D e n d r o d o a larva, just as that of a B o t r y l l u s larva, does not undergo vacuolization and contains much yolk.

It was found that the structure of the nervous system of the two larvae is very similar. In a D e n d r o d o a larva it consists of a central organ or brain, a tail ganglion, a neural tube lying on top of the notochord in the tail, and a system of ganglia of the sucker apparatus (3 papillary ganglia and 2 dorsal) connected with the brain. The cerebral vesicle of a D e n d r o d o a larva contains a statolith composed of one cell. At the base of the statolith there is a group of pyriform cells, apparently corresponding to the light-sensitive cells of B o t r y l l u s. We were unable to establish any connection between these cells and the statolith. Hence, the brain of a D e n d r o d o a larva resembles somewhat the brain of a B o t r y l l u s larva before it has become fully developed.

This underdevelopment of the nervous system of a D e n d r o d o a larva may have some relation to the slight mobility of the larva and the fact that the free-swimming stage is frequently lacking.

The imaginal rudiments (infundibulum and hypophysis) are also at an earlier stage of development (as compared with Botryllus), for, though they are quite well expressed, there is not yet any connection between them. The rudiment of the intestines is not yet divided into sections and is connected by only one pair of gill-slits with the peribranchial vesicles (formed, just as in Botryllus, by the division into two halves of the atrial involution).

It is clear, therefore, that the Dendrodoa larva hatches at an earlier stage than the Botryllus larva. This is why the former undergoes a longer period of metamorphosis, lasting for over 20 days, while in Botryllus it does not last longer than a few hours.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1940
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS
Отд. биол. наук Classe des sciences biologiques

Г. А. ШМИДТ

ИССЛЕДОВАНИЯ ПО СРАВНИТЕЛЬНОЙ ЭМБРИОЛОГИИ НЕМЕРТИН

Строение и развитие пилидиев рода *Cerebratulus* и вопрос о признаках, наиболее характерных для организации пилидия *Amicrurae* и *Micrurae*

(*Представлено академиком* **И. И. Шмальгаузеном**)

1. Введение

Во время моей работы на зоологической станции в Неаполе я получил возможность сделать некоторые наблюдения над пилидиями — личиночными формами одной из группы немертин (по классификации Бюргера — отряд Heteronemertini сем. Lineidae).

Каждое утро, в течение нескольких месяцев, мне доставлялся планктон с пилидиями. Он тщательно просматривался, и пилидии изучались в живом и, после того, в фиксированном состоянии.

Изучая ближе морфологию различных форм пилидиев, я пришел к необходимости пересмотреть применявшиеся до сего времени критерии их классификации. И отсюда, позднее, возникла необходимость предложить в основу разделения пилидиев на группы новые морфологические признаки.

Эта попытка мне представляется интересной прежде всего потому, что она позволяет на основе сравнительно-морфологического исследования определить наиболее существенные черты строения любой формы пилидиев. С другой стороны, позволяя классифицировать на основании определенной группы признаков на первый взгляд столь различные типы пилидиев, она подводит к вопросу о соотношении между формами пилидиев и крупнейшими подразделениями группы.

Меня, естественно, интересовало установить, какому виду, или более крупной систематической единице, соответствует тот или иной пилидий. И отсюда вытекало дальнейшее — не связана ли в какой-то мере классификация пилидиев с классификацией взрослых форм?

Материал для решения этих вопросов я получил двояким путем. Во-первых, ценные указания были получены из изучения поздних стадий развития пилидиев, когда внутри личинки находится молодая, сформированная немертина. Это позволяло определить, прежде всего, к какой из двух основных подгрупп — Amicrurae или Micrurae отряда Heteronemertini — относится молодая немертина, и тем самым можно было установить, какие из типов пилидиев характерны для одной и какие для другой из названных двух подгрупп.

Однако эти данные обычно оказывались недостаточными для определения более точного систематического положения молодой немертины — для определения семейства или тем более рода и вида, к которому она относится.

Отсюда возникла мысль получить пилидиев из искусственно осемененных яиц и воспитать их до стадии вполне сформированного пилидия. В случае удачи такая попытка должна была показать, к какой из известных или новых групп относится пилидий данного вида немертин.

Этот второй путь определения взаимоотношений между систематикой взрослых форм и типами пилидиев был осуществлен мною для двух видов рода Cerebratulus — C. pantherinus и C. marginatus.

Подобные попытки делались уже раньше (Мечников, 1871; Ку, 1899), но, насколько мне известно, никому из моих предшественников не удалось довести пилидиев, полученных из искусственно осемененных яиц, до метарморфоза и тем самым получить их настолько сформированными, чтобы оказалось возможным определить, к какой из форм относится исследуемый пилидий.

Такую попытку сделал Ку (Coe, 1899), но, имея слишком молодые формы пилидиев в своем распоряжении, он определил тип пилидия неправильно, о чем еще будет итти речь ниже: Ку предположил, что пилидий Cerebratulus marginatus, одного из тех видов, которые исследуются в настоящей работе, относится к типу P. gyrans. Неправильность этого предположения объясняется не только тем, что Ку имел слишком молодую форму пилидия, но и тем, что он не разобрался в морфологических критериях, определяющих основные типы пилидиев.

Отмечу кстати, что другая попытка подобного рода, когда исследователь, идя обратным путем, пытался определить, к какому виду относится немертина, полученная им из позднего пилидия, значительно удачнее. Я имею в виду второе сообщение И. Мюллера (J. Muller, 1854), в котором он высказывает предположение, что немертина, полученная им из позднего пилидия типа P. gyrans, относится к виду Micrura viridis. Одним из выводов настоящей работы является тот, что типы P. gyrans и P. magnum принадлежат родам Langia и Micrura, что сообщает предположению И. Мюллера определенную долю вероятности.

Что касается чисто эмбриологических работ над пилидиями — Заленского (1886, 1912), Хубрехта (Hubrecht, 1885—1886), Бюргера (Bürger, 1894), Мечникова (1870, 1882), то они были сделаны над планктонными пилидиями. В большинстве случаев в них нет никаких указаний на отношение той или иной формы пилидиев к систематическому положению соответствующей немертины.

Настоящее исследование устанавливает соответствие между крупными подразделениями немертин и основными формами пилидиев. В частности, пилидии обоих исследованных видов рода Cerebratulus оказались относящимися к одной и той же форме P. conussoidale (P. pyramidale) — одной из наиболее распространенных в планктоне Неаполитанского залива. Ряд других факторов, разбираемых ниже, позволяет считать эту форму принадлежащей именно роду Cerebratulus.

Мои наблюдения над пилидиями были кратко доложены на XI интернациональном конгрессе зоологов в Падуе (1931) и опубликованы в виде краткого предварительного сообщения в Русском зоологическом журнале. Обработка всего имеющегося у меня эмбриологического материала по пилидиям вызвала задержку в опубликовании подробного сообщения, которое тем самым выходит в свет только в настоящем, 1940 г.

2. Материал и методы исследования

Так как выводы настоящего исследования основаны на наблюдениях как над планктонными пилидиями, так и над пилидиями, выведенными в лаборатории из искусственно осемененных яиц, то и методические указания следует описать соответственно обеим группам работ.

Для добывания планктонных пилидиев я получал большие стаканы — объемом около 500 см³ — с планктоном, в которых он доставляется работающим на Неаполитанской станции. В таких условиях планктонные организмы выживают в течение того получаса или часа, который проходит от времени их поимки до доставки в лабораторию. Планктон отфильтровывается в небольшие (диаметром 6 см) чашки Петри и просматривается в проходящем свете под бинокулярной лупой.

Для фиксации пилидиев я применял, главным образом, два основных метода.

П е р в ы й м е т о д: осмиевые фиксаторы, из которых я пользовался больше всего смесями Флемминга и Шампи, прекрасно сохраняющими форму тела (фиг. 11 и 12, *a* этой работы). Осмиевые фиксаторы сохраняют хорошо не только общую форму тела, но и такие нежные структуры, как ресничный покров эпителия. К сожалению, султан длинных ресничек апикаль-

ного органа и при этом методе сохранялся плохо, и для него наиболее надежно изучение живых пилидиев.

Для изучения на тотальном препарате внутреннего строения пилидиев, фиксированных осмиевыми смесями, иногда требуется предварительно обесцветить фиксированный объект от осмия, если он выглядит слишком темным, особенно в области кишечника, или, на поздних стадиях, сама заключенная в пилидии молодая немертина (фиг. 11).

Второй метод заключается в фиксации пилидиев 4%-ным формалином и последующей дофиксации их смесями Bouin или Boveri. Этот выработанный мною метод проводится так: пилидии фиксируются прибавлением 4%-ного формалина, лучше всего разведенного на морской воде, затем через 15—30 мин. действия формалин отсасывается пипеткой и заменяется жидкостью Bouin или Boveri, в которой пилидии оставляются на 2 часа. После этого они проводятся обычным для этих фиксаторов способом, с переводом объекта, в случае приготовления тотального препарата, в канадский бальзам, после предварительной окраски борным кармином или гематоксилином Делафильда.

Этот второй метод оказался наиболее удачным для изучения внутреннего строения пилидиев, в частности, для изучения зародышевых дисков на тотальном препарате.

Для разрезов объекты, фиксированные осмиевыми смесями, окрашивались борным кармином, ализарин-толуидин-блау или сафранином, или же, после предварительного обесцвечивания, — железным гематоксилином, дающим хорошую окраску гистологических дифференцировок — ресничного эпителия, границ между эпителиальными элементами и пр.

Объекты, фиксированные по второму способу, для разрезов окрашивались перед заливкой гемалауном или на срезах — железным гематоксилином.

Рисунки для этой работы сделаны рисовальным аппаратом Аббэ, Цейсса, фотографии — камерой Ромейса фирмы Рейхерта.

Перехожу к описанию методов исследования, применявшихся для изучения пилидиев, полученных из искусственно осемененных яиц.

В качестве исследовательского материала я выбрал два самых крупных вида неаполитанских немертин — C. pantherinus и C. marginatus.

По данным Ло-Бианко (Lo Bianco, 1909), особи последнего вида могут достигать 1 м в длину. Бывшие в моем распоряжении экземпляры никогда не имели столь крупных размеров: отдельные экземпляры в вытянутом состоянии достигали 50 см. Оба вида можно легко получать весной в Неаполитанском заливе. Своими движениями при плавании они отдаленно напоминают угрей или мурен. Посаженные в банки, в которых содержится материал на Неаполитанской станции, они имеют тенденцию убегать из аквариев, причем часто в сторону, обратную току воды.

Период размножения у красивого пятнистого (откуда название) C. pantherinus начинается в феврале и продолжается до конца апреля. C. marginatus начинает откладку яиц позднее — в марте, и она продолжается до конца июня — начала июля.

Эти большие немертины очень удобны для получения половых продуктов, и в виду этого ими многократно пользовались работавшие на Неаполитанской станции для описательных и экспериментальных работ [Ку, 1899, Иатсу (Yatsu), 1904; Целени (Zeleny), 1904].

Во время периода размножения немертины обильно наполнены половыми продуктами, что можно заметить снаружи по вздутым бокам тела животного.

Перед началом опыта, с целью получения половых продуктов, немертины рассаживаются поодиночке в большие чашки Петри и обмываются стерильной морской водой (прокипяченной в колбе и остуженной) для отмывания с поверхности тела могущих быть на ней половых продуктов других видов животных.

Рассаживание поодиночке необходимо потому, что по внешнему виду определить самцов и самок невозможно и иногда приходится испробовать двух-трех животных, прежде чем будет найдена самка, яйца которой должны быть приготовлены к осеменению.

Для получения половых продуктов животному наносится довольно толстой иглой несколько перпендикулярных поверхности тела уколов, с тем чтобы отверстие, через которое будут вытекать половые продукты, было достаточно крупных размеров. Иглой должны быть проколоты вздутые боковые отделы тела, в которых находятся гонады. Уколы должны быть достаточно глубоки, чтобы пункция гонад была успешной.

Если гонады у исследуемого экземпляра зрелы, то тотчас за выниманием иглы наружу выливаются половые продукты: у самца при этом из отверстия появляются белые облачка спермы, у самки — легко текучие и прозрачные струйки яиц. Струйки эти тем более текучи, чем больше в них зрелых яиц.

Выливающиеся половые продукты собираются пипеткой в чашки Петри. Сперма сильно разводится стерильной морской водой, для предотвращения полиспермии. Полиспермия у этих видов наступает очень легко, в чем я мог лично убедиться и что отмечено и прежними исследователями, работавшими с немертинами (например, Иатсу, 1904). Подвергшееся полиспермии

яйцо немертины гибнет, и если неправильно развести сперму, то можно погубить большой процент осеменяемых яиц.

На чашку Петри обычного размера (диаметр 13—14 см) следует прибавить две-три капли спермы и тщательно разболтать ее в воде, чтобы получить равномерное разведение спермы.

Это легкое наступление полиспермии и вместе с тем губительное ее действие на яйцо, мне кажется, стоит в связи с условиями осеменения описываемых видов — немертины ко времени периода откладки яиц совершают своего рода брачные плавания. К этому времени они носятся на поверхности Неаполитанского залива и тут же выбрасывают половые продукты. Последние оказываются в поверхностных слоях воды, где легко перемешиваются и разбавляются, еще не придя в соприкосновение, чем предотвращается полиспермия. Но вместе с тем такие условия внешнего осеменения не содействовали выработке в самом яйце приспособлений, препятствующих полиспермии. Мы знаем такие приспособления у животных с внутренним осеменением, или в тех случаях наружного осеменения, когда половые продукты выбрасываются на дне моря, где они не имеют возможности столь быстро размещаться и разбавиться, как у поверхности (морские ежи).

В сильно разбавленной сперме яйца остаются 10—15 мин., после чего вода осторожно сливается. И затем наливание и сливание воды (декантированием) многократно повторяются, пока можно будет считать, что яйца достаточно хорошо промыты. Для лучшего промывания яйца переливаются в кристаллизаторы более крупного размера, в которых в дальнейшем происходит культивирование пилидиев. Надо подождать, пока яйца в виде рыхлого, слегка белесоватого слоя опустятся на дно кристаллизатора, после чего верхний слой воды сливается вплоть до самого минимального количества воды, в котором собирается вся масса лежащих на дне яиц. Это повторяется несколько раз.

Промытые так яйца оставляются в кристаллизаторах в течение ночи. На следующий день можно уже легко отличить нормально оплодотворенные яйца от неоплодотворенных или полиспермичных. Оплодотворенные яйца уже через сутки оживленно двигаются (см. соответствующую стадию развития на фиг. 2, *a*).

Для предохранения зародышей от загнивания и гибели следует удалить находящихся среди нормально развивающихся зародышей неоплодотворенные яйца. Так как пилидии в первых же стадиях развития начинают плавать у самой поверхности воды, то очистка проще всего достигается сливанием верхнего слоя жидкости, в котором находятся пилидии, в другой кристаллизатор с чистой стерильной морской водой. При огромном количестве зародышей потеря некоторого количества глубже плавающих пилидиев не имеет большого значения. Количество оплодотворенных яиц в благоприятных случаях достигало 70—80%.

Наибольшие трудности представило воспитание пилидиев в лабораторных условиях. Первые дни я содержал пилидиев в стерильной морской воде. На второй-третий дни начиналось кормление планктоном с диатомеями. Вначале я пользовался планктоном с диатомеями, который мне доставлялся персоналом станции, затем перешел к приготовлению искусственных культур.

Метод кормления планктонных личинок [будь то пилидии, как в моем случае, или плутеусы, из которых Делаж (I. Delage), при содействии М. Окснера, получил морских ежей (1908), или трохофоры, воспитывавшиеся Джостом (E. Just)] заранее заготовленными культурами водорослей, — несомненно, наиболее целесообразный, и о нем следует знать всем работникам, пользующимся для своих исследований, описательных или экспериментальных, планктонными личинками. Как известно, этот метод позволил Делажу (1908) воспитать из партеногенетических яиц морского ежа плутеусов, доведя их до метаморфоза, а в дальнейшем довести полученных при этом морских ежей до половозрелого состояния. Джост, пользуясь тем же методом (1922), получил из искусственно осемененных яиц полихэты Platynereis megalops трохофор, которых он также провел через метаморфоз, а самих червей довел до половозрелого состояния.

Джост показал, что соскоб со стенок аквариев [точнее, до него уже Гемпельман (Hempelmann, 1911)] или с камней, взятых из прибрежной зоны моря, положенный в воду, в течение нескольких месяцев становится свободным от Metazoa, превращаясь в чистую культуру одноклеточных животных и растений. Огромное количество диатомовых водорослей развивается на стенках бака и всех сколько-нибудь долго простоявших аквариумов в лабораторных комнатах Неаполитанской зоологической станции, в виде красновато-рыжего налета, и им можно легко воспользоваться для получения культур водорослей для кормления пилидиев или других планктонных личинок.

Мои исследования над пилидиями из искусственно осемененных яиц настолько неожиданно возникли, что я не имел заранее заготовленных культур и должен был большую часть времени пользоваться планктонными диатомовыми, только под самый конец применяя также и культуры водорослей.

Планктон с диатомовыми я фильтровал через мельничный газ для отделения от более крупных частиц и многоклеточных животных и прибавлял его к сосудам, в которых у меня воспитывались пилидии.

Контрольные серии (см. ниже) показали, что без кормления пилидии в метаморфоз не в состоянии вступить.

Кроме кормления пилидиев, важно разрешить другую задачу — их содержания при благоприятных температурных условиях. Метаморфоз длится достаточно долго, и серии, начатые в мае, в скором времени оказываются при такой температуре, когда они начинают массами гибнуть. Все имевшиеся на станции приспособления оказались для моих целей недостаточными. Мне был доставлен обычный комнатный ледник, который оказался совсем непригодным. Дело не в том, чтобы содержать пилидиев при низкой температуре, но в том, чтобы

они были в воде определенной температуры, с тем чтобы колебания низких и высоких температур не превышали 2—3°. Наиболее благоприятны для развития пилидиев, по моим наблюдениям, температуры от 17 до 20°. При интенсивнейшем питании пилидиев, начиная с конца февраля, можно рассчитывать уже до наступления жаркого времени года, которое в Неаполе может начаться уже в конце мая, провести пилидиев через метаморфоз. Однако и для дальнейшего воспитания молодых немертинок приспособление для поддержания постоянной температуры оказывается необходимым. Отсутствие в моем распоряжении такого приспособления не дало возможности провести пилидиев через метаморфоз. Для определения морфологического типа пилидиев C. pantherinus и C. marginatus это не было необходимым, но такие работы оказались бы крайне желательными при дальнейших исследованиях с целью доведения планктонных пилидиев до стадии вылупления немертины и определения видовой ее принадлежности.

Весной 1932 г. я видел приспособление для получения постоянных температур в аквариях и кристаллизаторах в лаборатории экспериментальной зоологии (зав. проф. Грэй) Кембриджского университета (Англия). Здесь возможно держать температуру на любом градусе — акварий омывается снаружи водой, которая протекает через резервуар, снабженный электрическим холодильником. Такой прибор необходим при работах с планктонными личинками в жаркое время года, так как он предотвращает повышение температуры.

В качестве сосудов для воспитания пилидиев оказались наиболее удобными толстостенные чашки Коха — кристаллизаторы 8 см диаметром и 3 см высотой, с вертикальными стенками и плоским дном. Небольшой размер чашек позволяет ставить их на столик бинокуляра Цейсса, служащего специально для гидробиологических работ. Развитие пилидиев в таких сравнительно небольших сосудах идет вполне удовлетворительно, и только в более поздних стадиях следует пользоваться более крупными кристаллизаторами — 20 см диаметром и 6 см высотой. Опыт показывает, что нет необходимости при благоприятных условиях температуры переносить пилидиев каждый день в новый сосуд. Надо только содержать в каждом кристаллизаторе понемногу пилидиев.

Для зарисовывания пилидии Cerebratulus pantherinus и marginatus, так же как планктонные пилидии, вылавливались пипеткой из кристаллизатора и переносились в эмбриологическую солонку, с тем чтобы их можно было изучать в микроскоп.

Методы фиксации, как и вся последующая микроскопическая обработка, были теми же, что и для планктонных пилидиев.

3. Наблюдения над развитием пилидиев, полученных путем искусственного осеменения яиц

А. Пилидий Cerebratulus pantherinus

Задача изучения развития и строения вполне сформированных пилидиев Cerebratulus pantherinus состоит прежде всего в том, чтобы определить тип строения пилидия у этого вида, и затем, пользуясь параллельным исследованием над другим видом того же рода — C. marginatus, — иметь возможность установить, к одинаковому ли типу относятся пилидии двух видов того же рода или к разным.

Наблюдения над C. pantherinus приводятся первыми, так как с них и началась моя работа над пилидиями, выведенными из яиц, осемененных в лабораторных условиях.

Яйцо C. pantherinus имеет 145—150 μ (микрон) в диаметре. Яйца откладываются животным до выделения обоих направительных телец. В моих протоколах имеются следующие записи о времени обособления направительных телец: осеменение в 17 час. В 18 час. 30 мин. (через $1^1/_2$ часа после внедрения сперматозоида) заметны приготовления к выделению первого направительного тельца. В 18 час. 45 мин. появляется бугорок первого направительного тельца, которое полностью обособляется в пять минут (18 час. 50 мин.). Второе тельце выделяется очень скоро после первого: в 18 час. 57 мин. отмечено начало выделения, в 19 час. 5 мин. второе тельце полностью обособилось.

Привожу результаты наблюдений над двумя сериями.

1-я серия. Осеменение яиц 23 марта в 17 час. 24 марта из яиц развились круглые личинки, оживленно двигающиеся. 25 марта личинка имеет длинный султан ресничек и своеобразно, винтообразно двигается. 26 марта личинка потеряла шаровидную форму и напоминает шапочку: по сторонам вегетативного полюса, где к этому времени ясно заметно и на живой личинке отверстие первичного рта, эктодерма образует краевое утолщение. Это краевое валикообразное утолщение придает личинке сходство с шапкой, отороченной мехом.

с «шапкой Мономаха», усиливающееся благодаря тому, что краевой валик нижнего полюса личинки покрыт довольно длинными ресничками (фиг. 1, *а*).

Кишечник личинки разделен на две части, которые находятся не на прямой линии, — оси обоих отделов образуют между собой угол, равный 90° (фиг. 1, *б*, *в*). При движении султан длинных ресничек в виде тонкого бичика или язычка направлен кпереди. Личинку этих ранних стадий развития можно сравнить также с колокольчиком, у которого только странным образом язычок (кишечник) прикреплен не к своду и не спускается книзу как обычно, но отходит от отверстия колокольчика и обращен кверху.

В этой ранней стадии кишечник сравнительно короткий, и его два отдела дифференцированы не резко.

27 марта личинка увеличилась в размерах и изменилась по форме тела: она несколько уплощена с боков и вытянута в передне-заднем направлении. Краевой валик, окружающий кольцом ротовое отверстие, изменился в том смысле, что вследствие неравномерного роста ротовое отверстие лежит не в центре нижнего полюса личинки, а сдвинуто кпереди, а краевой валик, который раньше был ровнокольцевидным, слегка свисает книзу в средней части, на каждой стороне тела. Кзади, там, где он подходит к заднему, слепому отделу кишечника (фиг. 1, *б*), краевой валик как бы приподнят, очевидно, вследствие того, что свод, или шлем, обнаружил неравномерный рост спереди и сзади — некоторое отставание в росте заднего отрезка вызвало как бы подтягивание краевого валика кверху. Кишечник сильно удлинился и подразделен на более узкий передний отрезок и более широкий задний, которые согнуты друг к другу под углом. Задний, более толстый в поперечном срезе, отдел тесно прилежит совнутри к шлему.

В ближайшие дни обозначившаяся на 3—4-й день дифференцировка пилидия приводит к дальнейшим изменениям в строении личинки, — ее верхняя сводчатая часть превращается в довольно высокий шлем, который уплощен с боков. Territorial Валикообразное краевое утолщение свисает по сторонам, образуя зачатки боковых лопастей личинки, спереди краевой валик выступает вперед, в виде зачатка передней лопасти, а в заднем отрезке скошен кзади и кверху (фиг. 1, *в*, *г*, *д*).

31 марта указанный процесс дифференцировки строения пилидия можно считать завершенным. Благодаря дальнейшему вырастанию боковых выпячиваний краевого валика с прилежащими участками шлема развиваются боковые лопасти, направленные кпереди и книзу. Выступание кпереди переднего участка краевого валика дает переднюю лопасть пилидия. Задний отрезок дает заднюю лопасть.

В этой серии пилидии не были кормлены. Уже 2 апреля можно было отметить резкие дегенеративные изменения в строении пилидиев — началось уплощение шлема, боковые лопасти часто выворачивались, оказываясь направленными вершиной не книзу, а кверху; кишечник резко уменьшается.

Отдельные пилидии дожили до 11 апреля, т. е. прожили 20 дней, но ни один из них не вступил в метаморфоз и строение всех оказалось измененным вследствие голодания. Эта серия показала, что метафорфоз не наступает, если личинки не получают питания. И отсюда следует другой важный вывод: для наступления метаморфоза требуется полноценное развитие личинки и ее функционирование, что достигается только в том случае, если личинка начнет питаться.

Этот факт подтверждает высказанную мною в другом месте (1936) мысль, что личиночное развитие характеризуется вставочным морфогенезом, смысл которого состоит в приспособлении к особому и вместе с тем самостоятельному питанию личинки.

2-я с е р и я. Оплодотворение 11 апреля (осеменение в 13 час. 30 мин).

15 апреля (на четвертые сутки развития) в кристаллизатор с личинками прибавлено 100 см³ профильтрованного планктона с диатомовыми. Пилидий достиг того состояния, в котором он имеет зачатки всех будущих частей; в этой серии, на 7-й день развития он имеет высокий сводчатый шлем, слегка сплющенный с боков, с длинным султаном ресничек в центре апикального или верхнего полюса. Краевое валикообразное утолщение, покрытое ресничками спереди, слегка выступает вперед, далее кзади, в среднем отделе резко спускается, сви-

сает книзу, образуя ясно выраженную боковую лопасть пилидия, и кзади резко поднимается кверху.

В дальнейшем течении развития в строении личинки можно отметить следующие изменения: султан ресничек оказывается относительно уменьшенным и у поздних пилидиев не выглядит длинным. Боковые выросты краевого валика еще сильнее свисают книзу и вместе с тем кпереди, что отмечалось уже в первой серии, получая характерную для пилидия C. pantherinus скошенность кпереди. Благодаря этому ротовое отверстие пилидия оказывается вторично почти в центре нижнего полюса личинки, а не сдвинуто кпереди, как у более ранних личинок (фиг. 1, *б*).

Передняя лопасть получает выгиб сверху, приобретая сходство с козырьком фуражки (фиг. 1, *е* — *п. л.*), а задняя становится гораздо длиннее и приподнята выше в сравнении с передней. В целом пилидий получает некоторое сходство с головными уборами дам времени Наполеона I (если вместо боковых лопастей представить ленты, завязывавшиеся под подбородком).

На 12-й день, 23 апреля, я нашел у одного из пилидиев 4 зародышевых диска. Два из них находятся на верхней стороне шлема, так что могут быть замечены при рассматривании пилидия сбоку; они находятся вблизи от места перехода передней лопасти в боковые (фиг. 1, *е* — *г. з. д.*).

Два других заметны только при рассматривании пилидия снизу — они лежат кнутри от ветвей задней лопасти — близ места ее перехода в боковые лопасти (ср. с фиг. 4, *е*).

Это было первое наблюдение начала метаморфоза у пилидиев, полученных из искусственно осемененных яиц. Метаморфоз начинается при 17° C не на 13-й день, когда диски были мною впервые открыты, а, как показали дальнейшие наблюдения, на 9—10-й день развития. Дело в том, что от появления головных зародышевых дисков (*г. з. д.* на фиг. 1, *е*) до туловищных проходит 4 дня.

В этой серии этот пилидий был единственным, который вступил в метаморфоз. Он наблюдался четыре дня и зафиксирован 27.IV в возрасте 16 дней. Ось тела пилидия, соединяющая концы передней и задней лопастей, оказалась длиною в 250 μ, а ось, ей перпендикулярная, соединяющая основание султана с вершиной боковых лопастей, 300 μ.

В этой серии было еще шесть пилидиев, которые были так же, как и описанный, правильно и совершенно сформированы, но не вступили в метаморфоз.

Общий тип их строения можно охарактеризовать так: размер их средний, или даже малый, в сравнении с другими типами пилидиев, которых я наблюдал в планктоне; шлем высокий, в виде уплощенного сбоку конуса, султан ресничек апикального органа не длинный, передняя и задняя лопасти неравного размера и при том задняя лопасть сильнее развита, боковые лопасти развиты умеренно, несколько сужены к концу и скошены кпереди.

Такова в существенных чертах характеристика хорошо сформированного пилидия Cerebratulus pantherinus.

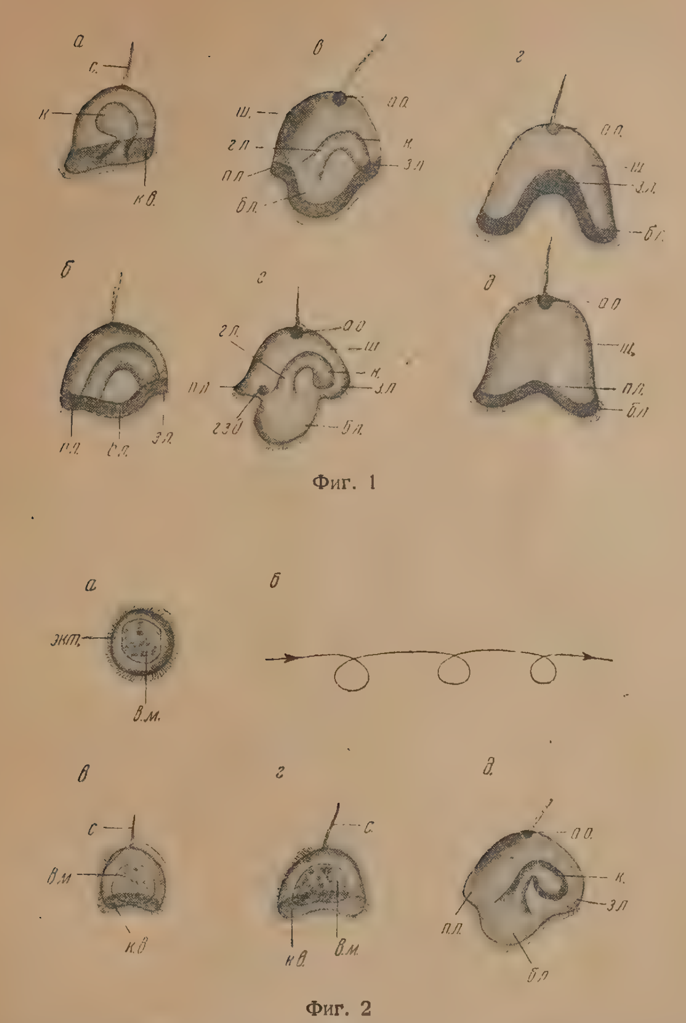
Б. Пилидий Cerebratulus marginatus

Перехожу к описанию своих наблюдений над C. marginatus. Для этого вида сделаны четыре серии пилидиев, выведенных из искусственно осемененных яиц, из которых основное и решающее значение имеет первая серия, остальные представляют интерес, главным образом, для установления факта зависимости быстроты развития пилидия от температуры среды.

Отмечу, что яйца у этого вида несколько мельче яиц C. pantherinus: диаметр яйца C. marginatus — 140—145 μ. Сроки выделения направительных телец почти те же, что и у C. pantherinus.

1-я серия. Приведу вначале выдержки из протоколов о ранних стадиях развития.

Осеменение 16 мая в 20 час. 17 мая вечером яйца начинают шевелиться, оказавшись шаровидными зародышами, по всей поверхности равномерно покрытыми ресничками. Личинки начинают оживленно двигаться, их своеобразное дви-



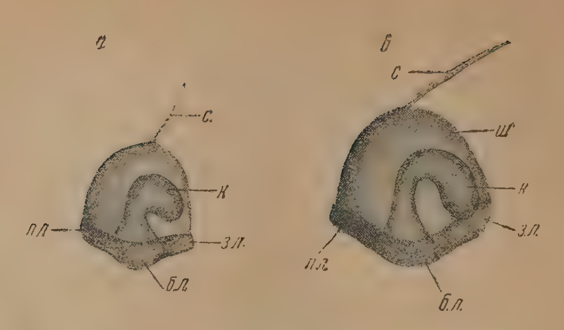
Фиг. 1

Фиг. 2

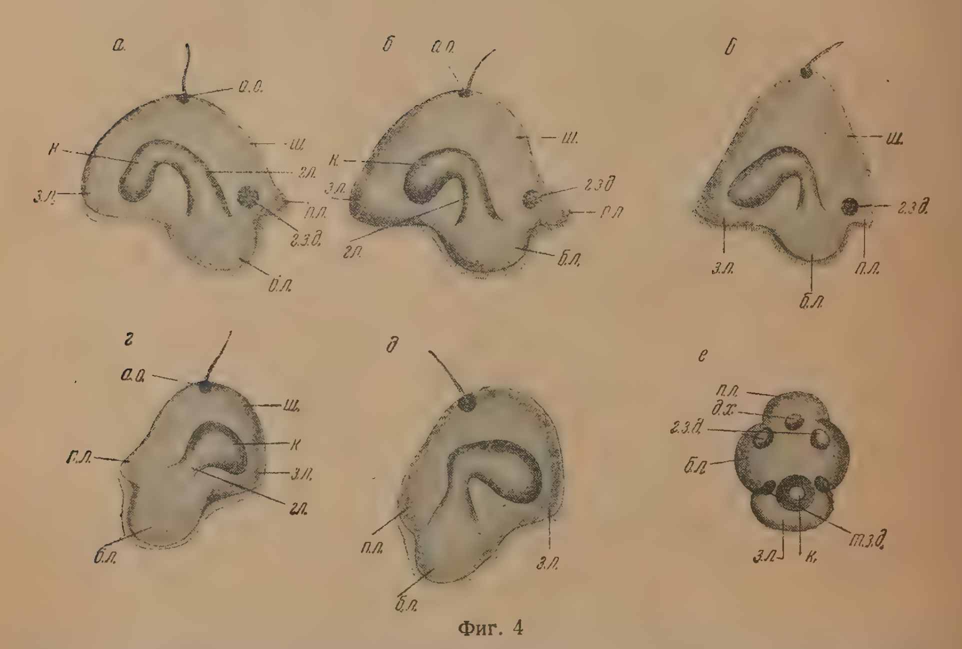
Фиг. 1. Образование пилидиев у Cerebratulus pantherinus: *а* — пилидий в возрасте трех дней. Кишечник еще не дифференцирован. Лопасти отсутствуют; *б* — пилидий возраста четырех дней. Первый намек на образование боковых лопастей. Вид сбоку: *в, г, д* — пилидий семидневного возраста: *в* — вид сбоку; *г* — вид сзади; *д* — вид спереди. Обозначилось строение полностью развитого пилидия — задняя лопасть выше передней, боковые лопасти вершинами сдвинуты слегка кпереди; *е* — пилидий 12-дневного возраста. Вид сбоку, с левой стороны. Видны головные зародышевые диски. Зарисован в живом состоянии. Увел. 50

Обозначения: *а. о.* — апикальный орган; *к* — кишечник; *ш* — шлем; *з. л.* — задняя лопасть; *г. з. д.* — головные зародышевые диски; *к. в.* — краевое валикообразное утолщение раннего пилидия; *с.* — султан ресничек; *г. л.* — глотка; *б. л.* — боковые лопасти; *п. л.* — передние лопасти

Фиг. 2. Образование пилидия Cerebratulus marginatus: *а* — личинка в возрасте одних суток; *б* — схема, показывающая движение молодых пилидиев возраста двух суток; *в* и *г* — личинки в возрасте двух дней; темная группа энтодермальных клеток еще почти не дифференцирована; *д* — пилидий в возрасте 5 дней. Пилидий близок к окончательному сформированию: *а. о.* — апикальный орган; *к.* — кишечник; *экт.* — эктодерма; *к. в.* — краевой валик; *з. л.* — задняя лопасть; *с.* — султан ресничек; *б. л.* — боковые лопасти; *п. л.* — передняя лопасть



Фиг. 3



Фиг. 4

Фиг. 3. Два пилидия Cerebratulus marginatus, у которых можно видеть начальные стадии образования боковых лопастей (*б. л.*): *а* — в возрасте третьего дня развития; *б* — в возрасте четырех дней; *к* — кишечник; *з. л.* — задняя лопасть; *ш* — шлем; *п. л.* — передняя лопасть; *с* — султан ресничек

Фиг. 4. Пилидии Cerebratulus marginatus ко времени начала метаморфоза: *а*, *б*, *в* — возраст 11 дней (развитие при температуре 17—19° С). Следует отметить большие различия в высоте шлема; *г* и *д* — пилидии в возрасте 6 дней, перед метаморфозом: *г* — показывает характерное положение пилидия при плавании; *д* — изменение формы тела пилидия при наталкивании на твердые предметы; *е* — вид на пилидия сверху, в оптическом разрезе; видно положение первых пяти зародышевых дисков: *а. о.* — апикальный орган; *к* — кишечник; *ш* — шлем; *з. л.* — задняя лопасть; *г. з. д.* — головные зародышевые диски; *т. з. д.* — туловищные зародышевые диски; *д. х.* — диск хобота; *гл.* — глотка; *б. л.* — боковые лопасти; *п. л.* — передняя лопасть

жение слагается из трех отдельных моментов: 1) кругового движения личинки вокруг оси тела, 2) маятникообразных качаний вправо и влево и 3) движения вперед (фиг. 2, *б*). Процесс образования первичных зародышевых листков завершается — в центре видны более темные энтодермальные клетки.

По прошествии двух суток, 18 мая, форма тела личинки оказывается измененной — на вегетативном полюсе, в окружности гастрального впячения она несколько уплощена и края этого уплощения валикообразно приподняты (фиг. 2, *в*). У этого вида ранние стадии развития были изучены внимательнее, и можно тем самым пополнить наблюдения, сделанные на C. pantherinus.

Личинка возраста двух суток продолжает оставаться покрытой ресничками по всей поверхности тела, но, кроме того, имеет на анимальном, или апикальном полюсе особо длинные реснички, образующие чуб или султан, характерный орган осязания пилидия.

При движении этот султан направлен кпереди и, очевидно, играет роль органа осязания, позволяющего личинке избегать столкновения с встречными предметами или другими личинками.

Движется личинка в этих стадиях не по прямой, как более поздние пилидии, и не по зигзагам, как самые ранние личинки, а винтообразно: направляясь вперед, она описывает, пройдя некоторое расстояние, петлю; отступая кзади и образовав петлю, снова некоторое время движется по прямой и затем снова возвращается кзади, описывая петлю, и так повторяется дальше.

Ранняя личинка C. marginatus сходна с ранней личинкой C. pantherinus и может быть также сравнена или с колокольчиком, у которого язычок вывернут кверху, вместо того чтобы спускаться книзу, или по своей наружной форме с отороченной «шапкой Мономаха», или просто с меховой, татарской или киргизской шапкой, имеющей внизу краевой валик (фиг. 3, *а*, *б*).

На второй день к культурам личинок прибавлен фильтрат планктона с диатомовыми, профильтрованного через мельчайший мельничный газ.

19 мая у личинок возраста 3 суток можно заметить выступы краевого валика, которые в дальнейшем превратились в зачатки боковых лопастей.

20 мая у личинки возраста четырех суток можно заметить зачатки всех четырех лопастей. Личинка имеет высокий, слегка конусовидный шлем, длинный султан, ясное выступание книзу краевого валика, представляющее зачаток боковых лопастей и обособление переднего и заднего отделов краевого валика, которые, примерно, равного размера, хотя при внимательном изучении можно установить, что задний отдел чуть-чуть смещен кверху. Впрочем, это смещение еще очень мало заметно (фиг. 3, *б*).

21 мая у пилидиев возраста 5 суток различие в размерах и форме передней и задней лопастей ясно выражено. Султан оказался значительно более коротким и относительно и, повидимому, также абсолютно, хотя надо оговориться, что точные измерения в живом состоянии отсутствуют, а без них решить этот вопрос невозможно. Боковые лопасти смещены слегка своими выступами кпереди (фиг. 2, *д*).

22 мая, на шестые сутки развития, можно заметить описанный выше для пилидия C. pantherinus выгиб в спинной поверхности передней лопасти.

23 мая, в возрасте семи суток, у некоторых пилидиев можно заметить по два зародышевых диска. Таким образом, в этой серии, где пилидии воспитывались при 20° C, метаморфоз начался на 7-й день (фиг. 4, *а*).

26 мая, в возрасте десяти суток, большинство пилидиев имеет по две пары зародышевых дисков, одну пару головных и одну пару туловищных. Головные диски появились, следовательно, на 3—4 дня раньше туловищных. Это и есть то наблюдение, которое было нами использовано для определения времени начала метаморфоза у C. pantherinus, хотя, конечно, поправка может достигать целых суток.

27 мая, в возрасте 11 суток, можно отметить у пилидиев значительные вариации в вышине шлема (фиг. 4, *а* и *в*). Однако тип, строение пилидия и размеры его лопастей у всех пилидиев в основном оказываются теми же. Передняя лопасть коротка и слегка выгнута на верхней стороне. Задняя лопасть развита сильнее —

шлем в области задней лопасти шире в поперечном сечении (фиг. 4, *e*), и задняя лопасть длиннее передней. Если сравнить пилидия с судном, рассматривая обоих сверху, то нос у пилидия гораздо короче и у́же, слабее развит, чем широкая и мощная корма. При рассматривании пилидия в профиль шлем оказывается покато скошенным на передней поверхности (склон передней лопасти) и часто отвесно падает на задней стороне — на стороне задней лопасти (фиг. 4, *в* и *г*).

Боковые лопасти развиты не сильно и вершинами смещены кпереди. Султан ресничек апикального органа у большинства пилидиев стал заметно короче.

30 мая, в возрасте 14 дней, у многих пилидиев можно заметить зачаток диска хобота и диски церебральных органов (фиг. 5, *а*, *б*).

В этой серии я имел сотни пилидиев, вступивших в метаморфоз, и к ней особенно относятся те указания о необходимости иметь приспособление для содержания пилидиев при постоянной температуре, которые сделаны выше, — в главе о методах исследования. Так как питание пилидиев было хорошо налажено и их развитие происходило беспрепятственно, что видно хотя бы из сравнения размеров зародышевых дисков у пилидиев фиг. 4, *а* и *б*, то при наличии такого приспособления и правильном кормлении пилидиев можно не сомневаться в успешном доведении метаморфоза до конца.

1 июня, на 16-е сутки развития, наступила сильная жара, и пилидии начали массами гибнуть. 3 июня, на 18-е сутки развития, осталось лишь двенадцать пилидиев, которые были все в стадии зародышевых дисков. Они были зафиксированы и изучены на тотальных препаратах и разрезах (фиг. 5, *в* и *г*).

Это исследование показало такую последовательность в появлении и развитии зародышевых дисков: сначала появляются, как уже отмечено, головные зародышевые диски, которые на известной стадии достигают и наибольшего развития; во вторую очередь появляются туловищные зародышевые диски; в третью — почти одновременно диски хобота и церебральных органов и в четвертую — спинной диск.

Кроме того, наблюдая строение ранних пилидиев, я мог проследить развитие нервного угла апикального органа, лежащего в основании султана ресничек — на фиг. 6 видно, что этот узел закладывается в виде пролиферата эктодермальных клеток, по способу закладки сравнимого с зародышевыми дисками, с тем только отличием, что нервный узел апикального органа немедленно начинает функционировать, являясь важным органом личинки, в то время как зародышевые диски участвуют лишь в развитии нового организма внутри пилидия — молодой немертины.

Повидимому, можно установить какое-то отношение между закладкой нервного узла апикального органа и усиленным ростом ресничек, превращающихся в особый орган — султан апикального органа.

Приведу еще краткие сведения о двух других сериях, которые показывают влияние температуры на развитие пилидиев.

2-я серия. Осеменение 3 июля в 19 час. 5 июля пилидии хорошо развиты. 7 июля, на четвертые сутки развития, появились головные зародышевые диски. Следовательно, в этой серии полноценное развитие пилидиев и начало метаморфоза относятся к концу четырех суток развития.

3-я серия. Осеменение 5 июля. 8 июля, по прошествии трех суток, наступил метаморфоз. 11 июля у пилидиев возраста шести суток развиты не только головные и туловищные зародышевые диски, но и диск хобота и диски церебральных органов.

Повышение температуры до известных пределов (не свыше 26—27° С) ускоряло развитие. При более высоких температурах пилидии гибли. Можно думать также о том, что ранние стадии лучше выносят повышение, чем пилидии, находящиеся в метаморфозе.

Для той цели, которая была поставлена мною в настоящем исследовании, полученный материал оказался вполне достаточным. Я подробно остановился на методах длительного воспитания пилидиев и проведения их через метаморфоз, так как именно в этой группе крайне интересно, при дальнейших работах по определению видовой принадлежности пилидиев и при работах по механике развития, доводить развитие до вылупления молодого червя. Все экспериментальные работы, сделанные на немертинах (Иатсу, Целени, 1904), имеют тот недостаток, что решают вопрос о частичном или полном развитии части яйца немертин, доводя

развитие до стадий ранних личинок, между тем как требуется по меньшей мере доведение до закладки всех зародышевых дисков. Совершенно исключительный интерес представило бы получение из таких пилидиев, развившихся из куска яйца, немертин, так как это окончательно установило бы, имеем ли мы здесь дело с полным, или частичным развитием.

Для решения поставленной здесь задачи доведение пилидиев двух видов рода Cerebratulus до метаморфоза и получение при этом вполне сформированных пилидиев и позволило решить вопрос о единстве типа пилидиев в пределах того же рода немертин.

4. Определение типа пилидия двух видов рода Cerebratulus

Из приложенных рисунков и микрофотографий пилидиев C. pantherinus и C. marginatus видно, что некоторые признаки оказываются варьирующими, другие — относительно более стабильными. Так, например, из приложенных микрофотографий видно, что довольно сильно варьирует высота шлема. На фиг. 5 представлены четыре пилидия из той же серии, и у них шлем варьирует от такого (фиг. 5, *г*), у которого отношение высоты к ширине равняется 5,75 : 5, до такого (фиг. 5, *а*), у которого отношение высоты шлема к его ширине равно 5,4 : 5,5.

Эти цифры выведены из измерений, сделанных на живых пилидиях, — взрослые пилидии, плавая в солонке, нередко останавливаются около различных предметов, и их нетрудно зарисовать с помощью рисовального аппарата.

Несколько варьирует длина султана апикального органа, но в целом можно сказать, что оба пилидия — и C. pantherinus и C. marginatus — имеют султан средних или даже малых размеров. Сравнивая его с султаном планктонных пилидиев, мы находим близкую степень развития у форм — P. auriculatum и P. conussoidale (P. pyramidale). Сравнивая с планктонными пилидиями, можно сказать, что пилидии двух исследованных видов P. cerebratulus имеют высокий шлем, даже в том случае, если для сравнения выбрать формы с низким шлемом (фиг. 4, *а* и 5, *а* и *б*.

Наиболее характерным и постоянным оказывается признак формы и размеров лопастей. И при этом он, как и в случае шлема и султана ресничек, в равной мере относится к обоим видам. В обоих случаях передняя лопасть (фиг. 4, *е* и для сравнения с ним фиг. 1, 4, *а* — *д*) уже и короче задней и имеет характерный изгиб сверху. Задняя лопасть, наоборот, как это видно из тех же рисунков, шире и длиннее, развита значительно более мощно (фиг. 6, 7А).

Боковые лопасти развиты достаточно сильно и сдвинуты кпереди. Если из апикального органа провести отвесную линию, то ее нижний конец разрежет боковые лопасти на две неравные части, большую переднюю и меньшую заднюю (фиг. 4, *а* — *д*). Из рисунков, сделанных с живых пилидиев, можно видеть большие вариации в положении этой вертикальной линии, но это объясняется изменением форм пилидия при плавании (фиг. 4, *а*, *б*, *г*), натыкании на твердый предмет (фиг. 4, *д*) или во время кормления (фиг. 4, *в*). Во всяком случае общим будет для всех рисунков сдвигание боковых лопастей кпереди и их при этом некоторая скошенность сзади наперед.

Описанное развитие лопастей указывает на то, что они в целом образуют единую систему, единый плавательный аппарат: в данном случае передняя лопасть развита слабо и, как бы компенсируя ее, кпереди смещаются боковые лопасти. Любопытно, что у планктонных пилидиев можно заметить как бы разные пути в эволюции размеров лопастей. Так, у P. magnum, описанного впервые для Неаполитанского залива Бюргером (сколько мне известно, вне Неаполитанского залива эта форма не найдена), отмечается поразительно симметричное развитие лопастей — передняя лопасть равна задней, а боковые лопасти опущены вертикально вниз, так что в этом случае отвесная линия, опущенная из центра апикального органа, разрежет боковые лопасти на две половины фиг. 7Б, *а*).

У P. gyrans, распространеннейшей формы среди пилидиев, известной для самых различных морей, передняя лопасть длиннее задней (фиг. 7Б, *г*) и боковые лопасти сдвинуты кзади. Правда, этот сдвиг небольшой, не столь значительный, как сдвиг боковых лопастей кпереди у пилидиев исследованных нами видов, но все же он ясно заметен (фиг. 10).

Наконец, у P. auriculatum передняя лопасть значительно шире и длиннее задней и боковые лопасти отогнуты своими концами назад (фиг. 7Б, *д*, фиг. 12, *б*).

Очевидно, во всех случаях пилидий должен представлять при движении систему, передняя и задняя половины которой должны быть, примерно, равной силы как аппараты движения, и в разных случаях это равновесие достигается разными путями.

То же можно думать и о положении центра тяжести — очевидно, что благодаря сдвиганию то кпереди, то кзади боковых лопастей центр тяжести всегда лежит на той же вертикальной линии, опущенной из центра апикального органа, хотя на этой вертикали может лежать то выше, то ниже: выше у наших пилидиев или P. magnum, ниже у P. gyrans и P. auriculatum.

Пилидиев с тем же развитием лопастей, с теми же размерами шлема и султана, что у пилидиев C. pantherinus и C. marginatus, я встречал в планктоне (фиг. 7Б, *б* и фиг. 9, *а* и *б*), и естественно спросить, не описана ли соответствующая форма пилидия раньше, чтобы определить, какая же форма пилидиев характерна для двух наших видов рода Cerebratulus.

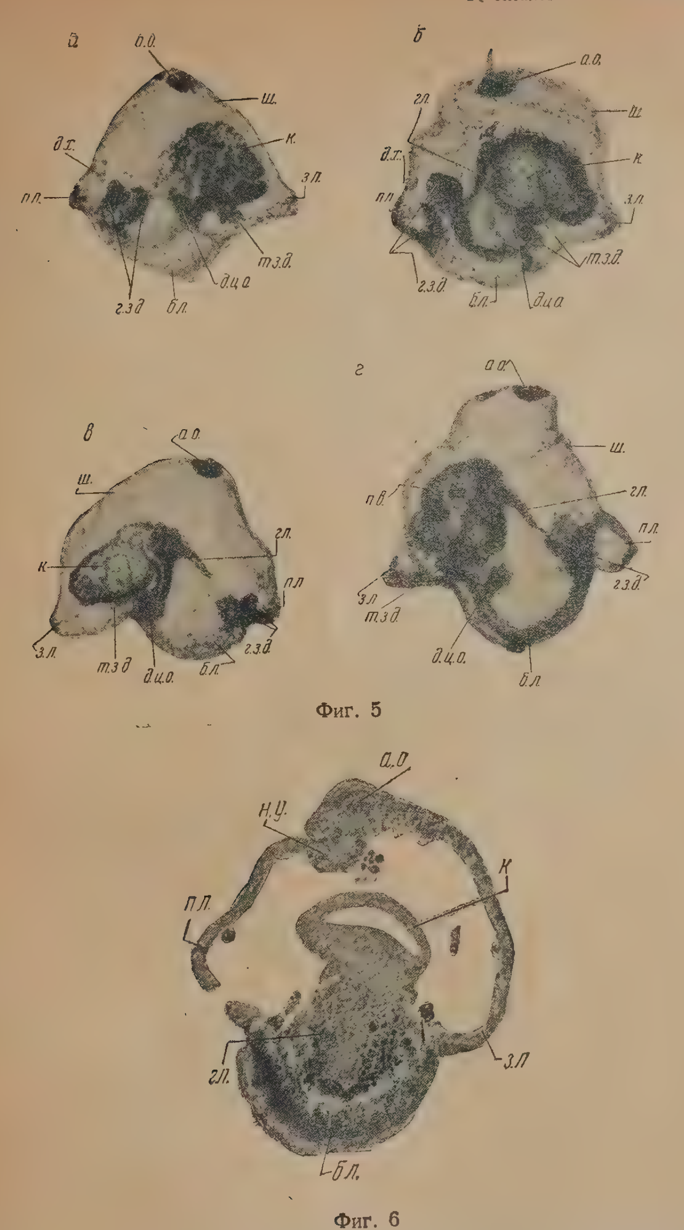
Из описанных Бюргером, в его монографиях немертин, типов пилидиев наиболее близка к нашим пилидиям форма P. pyramidale. Вот определение, данное Бюргером: P. pyramidale «шлем конусовидный (Umbrella kegelförmig), бичик короткий (Geissel kurz), сильно развит мускул, соединяющий теменную пластинку с кишечником, лопасти хорошо развиты и округлы. Встречается в Средиземном море». В этом слишком кратком описании совершенно оставлено в стороне определение относительного развития лопастей. Однако в рисунке, которым Бюргер сопровождает свое описание (1907, фиг. 4, табл. 16), видно, что передняя и задняя лопасти неравного размера — задняя шире и длиннее передней.

Боковые лопасти на рисунке Бюргера симметрично развиты, обращены вершиной отвесно книзу, что, несомненно, противоречит признаку, характерному для строения наших пилидиев. Однако, как видно из всего сказанного о плавании пилидиев, комбинация сильнее развитой задней лопасти с симметричными боковыми представляется совершенно невероятной, и необходимо сделать вывод, что симметричное развитие боковых лопастей на рисунке P. pyramidale у Бюргера объясняется только неточностью рисунка. Надо сказать, что у пилидиев с более высоким шлемом скошенность кпереди боковых лопастей заметна слабее, как это легко видеть из сравнения наших фиг. 4, *а* и *б* с 4, *в*.

Прежде чем описывать пилидиев C. pantherinus и marginatus как новую форму следует установить, не была ли описана та же форма прежними авторами? После рассмотрения всех признаков строения описанной Бюргером формы P. pyramidale с указанным замечанием о неточности его рисунка в части боковых лопастей, я прихожу к выводу, что форма P. pyramidale Бюргера и форма наших пилидиев одна и та же.

Следовательно, нет необходимости в описании новой для Неаполитанского залива формы, а можно считать пилидиев C. pantherinus и marginatus описанной Бюргером формой P. pyramidale.

Однако я считаю себя в праве изменить название, данное Бюргером, как неудачное, ибо пирамидальным пилидий быть не может, а может быть лишь конусовидным, почему я и называю эту форму P. conussoidale, прибавляя в скобках старое название Бюргера для того, чтобы было ясно, что речь идет об одной и той же форме. Если видовые названия взрослых форм нельзя менять, согласно международной конвенции, сохраняя названия в порядке приоритета, то такого соглашения нет в отношении названий личиночных форм, и указанное изменение я считаю себя в праве сделать.



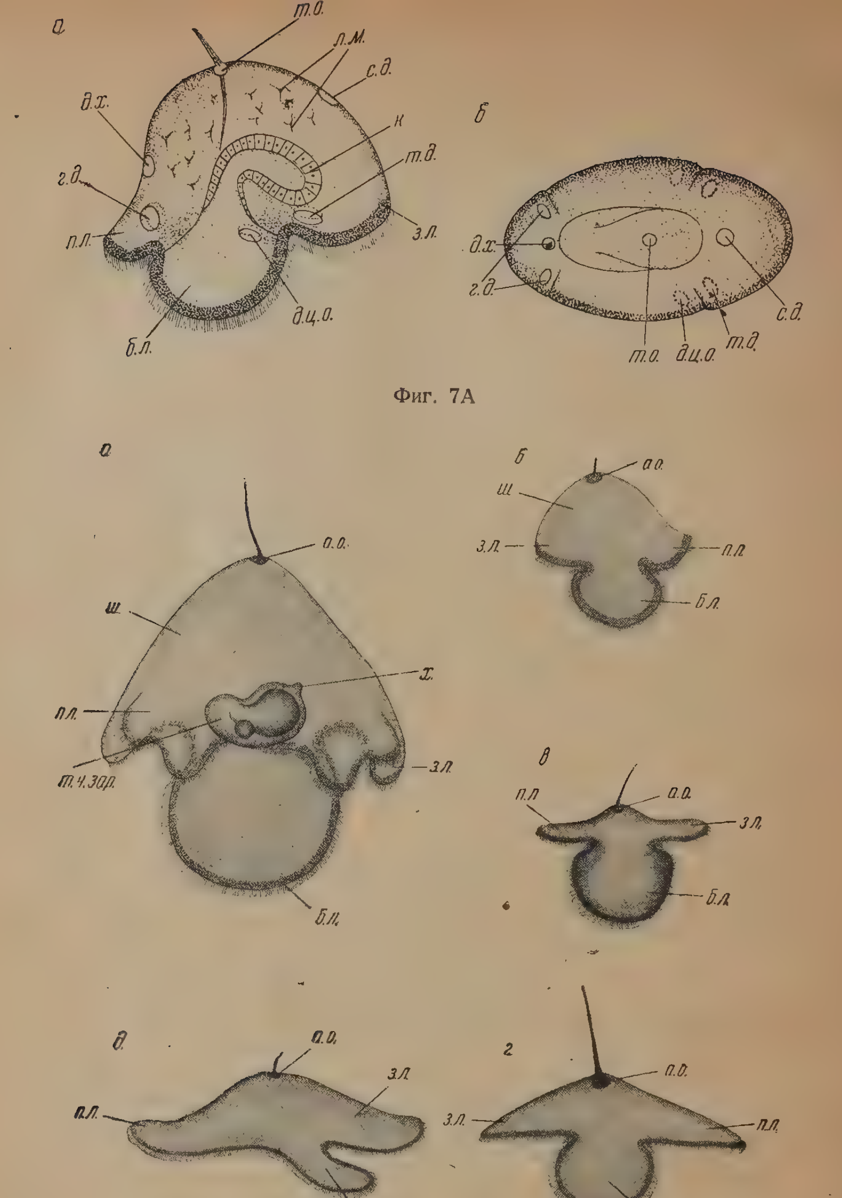
Фиг. 5

Фиг. 6

Фиг. 5. Микрофотографии фиксированных и окрашенных пилидиев Cerebratulus marginatus. У всех пилидиев вследствие фиксации султан сморщен: *а* — возраст 14 дней, шлем довольно высок; *б* — возраст 16 дней; *в* и *г* — два пилидия Cerebratulus marginatus, показывающие большую вариацию высоты шлема: *а. о.* — апикальный орган; *д. ц. о.* — зародышевые диски церебральных органов; *к* — кишечник; *ш* — шлем; *з. л.* — задняя лопасть; *п. в.* — проглоченная водоросль; *г. з. д.* — головные зародышевые диски; *п. л.* — передняя лопасть; *б. л.* — боковая лопасть; *гл.* — глотка; *т. з. д.* — туловищные зародышевые диски

Фиг. 6. Сагиттальный разрез пилидия Cerebratulus marginatus. Все морфологические признаки Pilidium conussoidale хорошо различимы: слабое развитие передней лопасти, сильное развитие задней, высокий шлем, сдвигание вершины боковых лопастей кпереди. Видна закладка нервного центра (*н. ц.*) апикального органа из эктодермы. Обозначения, как на предыдущих рисунках

Фиг. 7А. Строение пилидия Cerebratulus marginatus, изображенного сбоку (*а*) и сверху (*б*). Пилидий относится к типу Pilidium conussoidale: передняя лопасть (*п. л.*) коротка и мала; задняя (*з. л.*) велика и длинна; боковые лопасти (*б. л.*) невелики и своими вершинами скошены кпереди; шлем высокий — в виде сжатого сбоков конуса. Теменной орган (*т. о.*) малого раз-



Фиг. 7А

Фиг. 7Б

мера, с большим султаном ресниц; от основания теменного органа спускается книзу изображенный на рис. 7*А*. *а*—мускул теменного органа. Пространство внутри шлема (между его стенками и кишечником — *к*) заполнено мезенхимой (*л. м.*). Видны все восемь зародышевых дисков, из которых развиваются экто- и отчасти мезодермальные органы немертины: *д. х.* — диск хобота; *г. д.* — пара головных дисков; *д. ц. о.* — пара дисков церебральных органов; *т. д.* — пара туловищных дисков и *с. д.* — спинной диск

Фиг. 7*Б*. Рисунки пилидиев из планктона. Все пилидии нарисованы в живом состоянии. Увеличение окуляр 10, объектив АА Цейсса (при том же увеличении нарисованы пилидии Cerebratulus pantherinus и Cer. marginatus): *а* — Pilidium magnum, симметричные и равного размера передняя и задняя лопасти, большие, округлые, расположенные симметрично в отношении к вертикальной оси тела пилидия боковые лопасти; *б* — Pilidium conussoidale, асимметричные размеры передней и задней лопастей (сильнее развита задняя лопасть), боковые лопасти смещены вершиной кпереди, шлем высокий, султан довольно короткий; *в* — атипическая форма Pilidium gyrans, почти равные передняя и задняя лопасти, огромные боковые лопасти, очень низкий шлем; *г* — типичная форма Pilidium gyrans, большая передняя и меньшая задняя лопасть, боковые лопасти смещены слегка кпереди, шлем низкий, султан теменного органа длинный; *д* — Pilidium auriculatum, боковые лопасти узки и загнуты кзади, передняя лопасть длиннее и шире задней, шлем низкий, султан ресничек короткий

Обозначения, как на прочих рисунках

Мы можем, таким образом, дать пилидию наших двух видов рода Cerebratulus следующую характеристику: 1) пилидий имеет высокий, иногда конический шлем; 2) развитые, взрослые пилидии имеют относительно слабо развитый султан; 3) передние и задние лопасти, в сравнении с другими формами пилидиев, относительно коротки, сильнее развита задняя лопасть; 4) боковые лопасти развиты умеренно и сдвинуты кпереди — вершиной они смотрят не книзу, а кпереди; 5) пилидии небольшого размера — 300—400 μ.

Я уже указал, что пилидиев, сходных в основных признаках строения с пилидиями C. pantherinus и C. marginatus, я встречал в планктоне. В тех случаях, когда внутри пилидия находилась молодая немертина, — она всегда имела хвостик, что указывает на принадлежность этой формы пилидия к группе Micrurae.

Тот факт, что оба вида имеют одну и ту же форму пилидия, позволяет высказать предположение, что эта форма характерна для всего рода Cerebratulus. Изучение работ других авторов позволяет установить по их рисункам, что и C. lacteus имеет ту же форму P. conussoidale, что нас укрепляет в правильности предположения о том, что форма P. conussoidale характерна именно для этого рода. Но нужны дальнейшие наблюдения, которые показали бы, что эта форма не встречается ни в одном из других родов Micrurae.

Интересно отметить попутно, что крупные немертины C. pantherinus и C. marginatus имеют мелких пилидиев. Мелкостью их пилидиев, надо думать, объясняется факт, что форма P. conussoidale встречается в планктоне сравнительно редко, хотя сами немертины, особенно C. marginatus, относятся к числу обычнейших немертин Неаполитанского залива.

На основании нашего материала мы можем сделать важный вывод о том, что форма пилидия у данного вида оказывается постоянной. Следовательно, одна форма в процессе развития не переходит в другую (например P. magnum не переходит в P. gyrans).

Но вместе с тем возникает дальнейший вопрос — нет ли соответствия между формой пилидия и крупным подразделением немертин, имеющих пилидийное развитие. К рассмотрению этого вопроса мы и переходим.

5. Литературные данные о морфологических типах пилидиев

Пилидий был впервые описан И. Мюллером (1847) и именно форма P. gyrans, найденная им у острова Гельголанда. Мюллер правильно предположил, что открытый им своеобразный по своему строению организм представляет планктонную личинку.

Немного позднее Буш (1851) впервые нашел внутри пилидия червя. В 1854 г. во втором своем сообщении И. Мюллер установил, что червь внутри пилидия представляет немертину и что, следовательно, пилидий — личинка немертин. Мюллер даже попытался ближе определить систематическое положение молодой немертины, определив ее как Micrura viridis.

В позднейшем сообщении, в примечании к работе Крона (1858), Мюллер описывает «присоски» — очевидно, первое наблюдение зародышевых дисков.

Лейкарт и Пагенштехер (Leuckart und Pagenstecher, 1858) описали новую форму пилидиев, P. auriculatum, которая отличается от P. gyrans узкими боковыми лопастями.

Мечников (1870) первый описал развитие немертины из парных впячиваний эктодермы, которые были открыты еще И. Мюллером под названием присосок (Napforgane). Мечников описывает три пары таких впячиваний в эктодерме (головные, туловищные и диски церебральных органов).

Бюргер (O. Bürger, 1894) открыл самостоятельный зачаток хобота в виде непарного диска. Значительно позднее, параллельно факту, уже известному для дезоровского развития, Заленский (1912) описал восьмой диск — спинной.

Мечников описывает развитие Lineus lacteus; однако можно думать, что в этом случае был прав Бюргер, который сомневался, чтобы Мечников имел дело с Lineus lacteus, и думал, что Мечников описывал зародышей Cerebratulus lacteus. Бюргер исходил при этом (1907, стр. 337) из предположения, что в роде Lineus и даже шире в группе Amicrurae имеется только дезоровское развитие и что представители этой группы вовсе не имеют пилидия. Ниже будет показано, что это утверждение Бюргера не подтвердилось, и можно, наоборот, думать о том, не характерно ли дезоровское развитие только для одного вида рода Lineus? Солидаризируясь с Бюргером в его утверждении, что Мечников имел дело не с Lineus lacteus, а с Cerebratulus lacteus, я имею совсем иные основания, и именно прежде всего основываюсь на строении пилидия, которое описывает Мечников. Изображенный Мечниковым на фиг. 28 табл. 19 его работы 1882 г. пилидий во всех основных чертах строения похож на пилидия C. pantherinus и C. marginatus.

Наблюдение Мечникова я рассматриваю как подтверждение своего предположения, основывающегося пока на изучении пилидия у двух видов Cerebratulus, что форма P. conussoidale характерна для всех видов рода Cerebratulus.

Подтверждают эту мысль и данные Иатсу (1904), работавшего в Неаполе, в частности, с C. lacteus — рисунки Иатсу сходны со стадиями развития, описываемыми Мечниковым, так же как и рисунки Вильсона, работавшего над развитием C. lacteus (1899).

В работах Заленского (1886 и 1912) интересующие нас данные внешней морфологии почти не затронуты и место находки материала не указано.

Недостаточно описанные формы и притом формы, типичные для побережья Америки, как P. recurvatum, описанную Фьюкес (Fewkes, 1882), или P. brachiatum, описанную Вильсоном (1882), я оставляю в стороне, как не описанные до сего времени для европейских морей, и сосредоточиваю свое внимание на формах, описанных для Средиземного или Северного морей. Из них две формы (P. gyrans и P. auriculatum) были известны старым исследователям [(Мюллеру (1847—1854), Крону (1858), Лейкарту и Пагенштехеру (1858), Бючли (1871), Гегенбауру (1854), Мечникову (1870)]; две других (P. magnum и P. pyramidale) описаны впервые Бюргером (1895 и 1897—1907). Но одну из них (P. pyramidale), несомненно, знали, описывали и рисовали, только не дали ей никакого определения, Мечников (1882) и Вильсон (Wilson, 1899) в своих работах по развитию — первый, как ему казалось, Lineus lacteus (как указано, можно считать очень вероятным, что это был Cerebratulus lacteus) и второй — по развитию C. lacteus.

Обращусь к работам Бюргера, в которых он описывает четырех пилидиев из Неаполитанского залива. Эти же формы я имел возможность лично наблюдать в планктоне Неаполитанского залива и к их морфологической характеристике перейду ниже.

Бюргер определяет следующим образом признаки четырех форм неаполитанских пилидиев:

«P. magnum — самый крупный из известных до сего времени пилидиев. Шлем (Umbrella) очень высокий и колоколообразный. Бичик (Geissel) поразительно короток; лопасти хорошо развиты и округлены. Местонахождение — Средиземное море».

Из этой характеристики видно, что за основу взяты крупные размеры, которые к тому же не даны в цифрах. Из прочих признаков отличен от прочих пилидиев только бичик, который по Бюргеру у P. magnum «поразительно короток» («auffallend kurz»), в то время как у P. pyramidale и P. auriculatum он соответственно — «короток» или «очень короток». Характеристика лопастей совершенно неопределенна — она почти буквально повторяется в описании следующей формы пилидия.

Вторым Бюргер описывает P. pyramidale: «P. pyramidale — шлем конусовидный (Umbrella kegelförmig), бичик (султан) короткий; сильно развит мускул, соединяющий теменную пластинку с кишечником; лопасти хорошо развиты и округлы. Встречается в Средиземном море». Новыми признаками в сравнении с предыдущим являются — высокий шлем и сильно развитый теменно-кишечный мускул, но последний признак повторяется у следующей формы.

«P. gyrans шлем куполообразный, довольно плоский; бичик (султан) исключительно длинный; боковые лопасти сильно развиты и округлы, с поразительно развитым мускулом, соединяющим теменную пластинку с кишечником; ресничный шнур пигментирован в коричневый или красно-коричневый цвет. Местонахождение: Северное море, Средиземное море, Черное море». К этой характеристике следует снова заметить, что она отлична от прочих пилидиев только в отношении формы шлема и длины султана. И, наконец, последняя форма:

P. auriculatum — куполообразный, однако (по крайней мере, в молодости), как у пилидия Micrura coeca (разумеется, менее сильно), книзу у́же; бичик очень короткий; лопасти [1] необыкновенно узки и заострены (ушковидны). Местонахождение: Северное море, Средиземное море и, вероятно, также Черное море».

Мы видим из приведенных характеристик их шаткость и неопределенность. Если для первых трех форм более или менее четко определена форма шлема, то для последней формы и здесь нельзя себе составить, не видя рисунка, даже приблизительного представления о форме шлема, столь характерной у P. auriculatum.

[1] Не сказано, какие лопасти, но, очевидно, речь идет о боковых лопастях.

В виду этого я попытался пересмотреть заново признаки каждого из пилидиев, дать им четкую морфологическую характеристику, что позволило в заключение предложить и их определительную таблицу, которая поможет разбору пилидиев в планктонных уловах наших морских экспедиций.

7. Морфологические признаки, наиболее характерные и постоянные в организации пилидия и определение важнейших форм пилидиев

Во время моего пребывания в Неаполе я получил возможность просмотреть за несколько месяцев несколько десятков пилидиев, которых я вылавливал описанным выше способом из планктона, доставлявшегося мне каждое утро.

Большинство пилидиев в планктоне относилось к типу P. gyrans (около 50% всех пилидиев), далее следовала по частоте форма P. conussoidale, P. magnum и, наконец, реже всего я находил P. auriculatum.

Начну описание пилидиев в том же порядке, в каком оно дано у Бюргера, с тем чтобы было легче провести сравнение с его определениями.

P. magnum, как правильно указал Бюргер, крупнейший из неаполитанских (а соответственно и из всех известных) пилидиев; однако Бюргер не дал точных его размеров. Крупнейший из моих пилидиев типа P. magnum, измеренный от теменной пластинки до конца боковых лопастей, имел 800 μ; в направлении, этому перпендикулярном, от вершины передних до вершины задних лопастей, — 734 μ (фиг. 8).

Из характерных для него признаков Бюргер указывает высокий колоколообразный шлем. В отношении этого признака можно полностью присоединиться к Бюргеру, и остается только установить, с чем наиболее удачно сравнить шлем этого пилидия — с колоколом (если боковые лопасти будут соответствовать широкому языку) или с перевернутым венчиком цветка вроде мальвы, или с высокой мягкой войлочной шляпой (вроде верха так называемых осетинских шапок).

Султан в сравнении с высотой шлема невелик, все же в характеристике пилидия следует смягчить определение бичика-султана, данное Бюргером.

Совершенно не удовлетворительно определены у Бюргера лопасти этого пилидия — о передней и задней нет даже упоминания. Под лопастями Бюргер разумеет только боковые лопасти, тогда как, что видно из всего предшествующего изложения, форма, размеры и строение передней и задней лопастей характерны для организации пилидия.

Лопасти P. magnum можно охарактеризовать следующим образом: передняя лопасть равна по размерам, форме и положению задней. Каждая из них делится на среднюю часть и две боковые. Таким образом, одним из существенных отличий этого пилидия от остальных надо указать трехлопастное (или даже пятилопастное, если боковые отделы передней и задней лопастей рассматривать состоящими из двух лопастей, см. фиг. 7*Б*, *а*) строение передней и задней лопастей. У двух следующих форм P. conussoidale и P. gyrans лопасти простые, а у P. auriculatum двухлопастные.

Боковые лопасти очень большие, по форме напоминают почти полный круг, и надо добавить самое для них характерное, что не отметил Бюргер, — они смотрят своей вершиной прямо книзу, имея строго симметричное положение в отношении двух плоскостей. P. magnum, в отличие от остальных пилидиев, имеет две плоскости симметрии — он двусимметричен (не принимая в расчет закладку немертины), вроде личинок или взрослых ктенофор: он делится на зеркально равные части и плоскостью, проходящей через середину передней и задней лопастей, и плоскостью, ей перпендикулярной. Отвесная линия рассекает боковые лопасти на равные две части.

В двух случаях я наблюдал P. magnum с немертинами, которые имели хвостик (фиг. 8). Так как из сем. Lineidae, отряда Heteronemertini, три рода, именно Langia, Cerebratulus и Micrura имеют хвостик, то P. magnum должен быть характерным для представителей одной из этих групп, поскольку наши наблюдения над C. pantherinus и G. marginatus сделали вероятным, что определенная форма

пилидия соответствует определенной систематической группе класса Heteronemertini.

Общая характеристика P. magnum, которую я предлагаю, следующая: P. magnum — крупнейший из неаполитанских пилидиев: хорошо развитые пилидии имеют размер около 1 мм. Шлем высокий и снабжен сравнительно не длинным султаном. Передняя и задняя лопасти сложные — рассечены на три (или пять — если учесть двулопастной характер боковых отделов передней и задней лопастей) отдела. Передняя и задняя лопасти точно соответствуют друг другу по форме, положению и размерам. Боковые лопасти очень велики, приближаются по форме к окружности и свисают строго вертикально. Таким образом, этот пилидий в отличие от остальных двусимметричен — может быть разделен на две зеркально-подобные части не только плоскостью, проходящей через вершины передней и задней лопастей, но и плоскостью, перпендикулярной, проходящей через вершины двух боковых лопастей.

Перехожу к описанию второй формы P. conussoidale, или, по старому обозначению Бюргера, P. pyramidale: эти пилидии небольшого размера. Я мог их исследовать в культурах, выведенных из искусственно осемененных яиц C. pantherinus и C. marginatus, а также многократно вылавливал из планктона. Для этого пилидия, как и для остальных двух, — в отличие от P. magnum — характерно билатерально-симметричное строение. Пилидий имеет лишь одну плоскость симметрии, проходящую через вершину передней и задней лопастей.

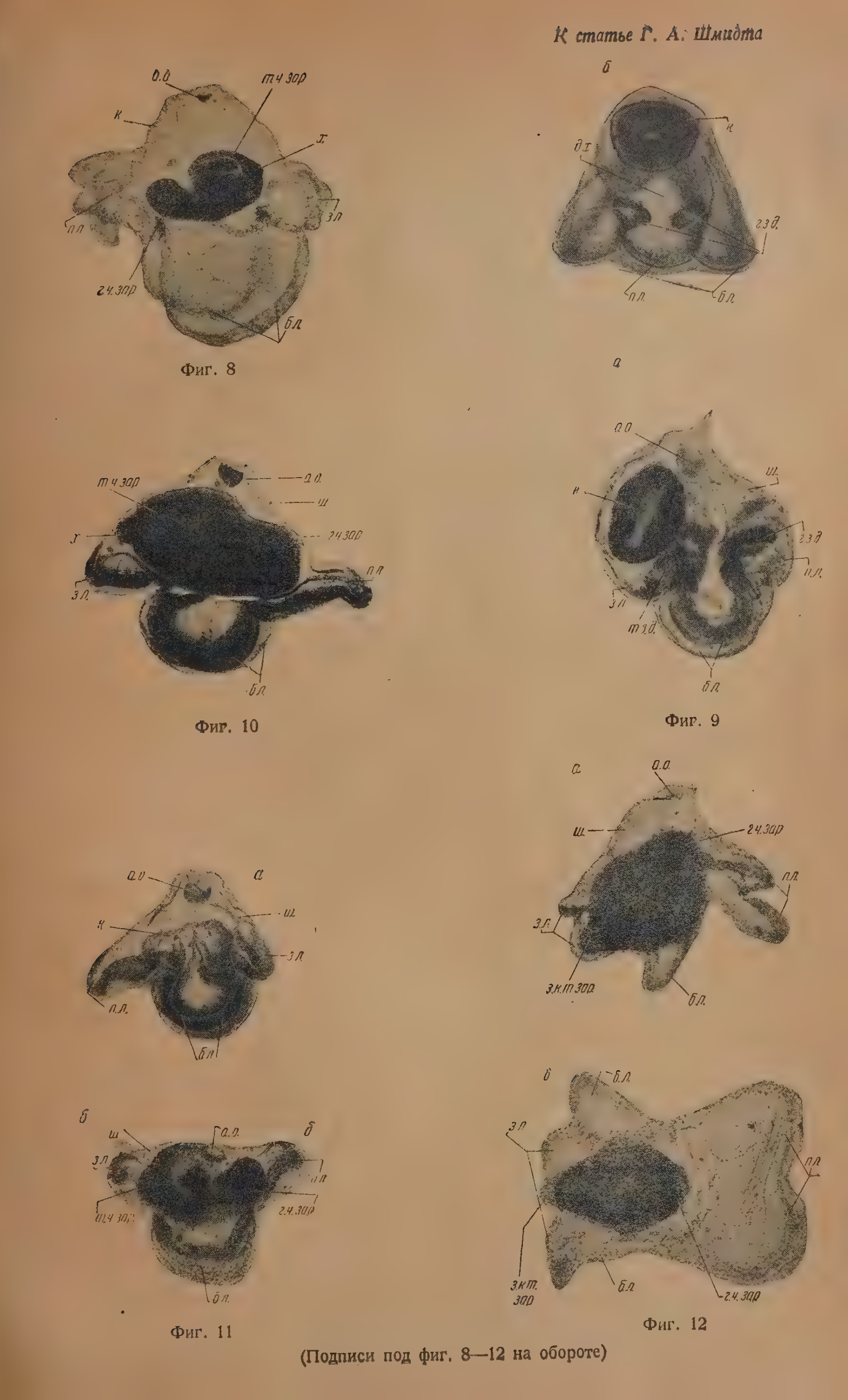
Выше был подробно разобраан вопрос о характеристике, данной этому пилидию Бюргером, и ее недостатках. Отмечу, что этот пилидий часто имеет очень высокий, конусовидный шлем, и признак высокого шлема для этого пилидия, как и для P. magnum, характерен. Также могу принять определение султана, данное Бюргером, — он обычно короток. Наиболее характерно, однако, развитие лопастей, чему Бюргер не уделил, как мы видели выше, достаточного внимания: для P. conussoidale (pyramidale) характерно более сильное развитие задней лопасти и менее сильное передней. Обе лопасти простые, как и у P. gyrans, в отличие от передней и задней лопастей P. magnum и P. auriculatum. Боковые лопасти среднего размера и смотрят вершиной не вертикально книзу, как у P. magnum, а кпереди (фиг. 9, *а—б*).

Мы уже видели, что такая асимметрия лопастей имеет важное значение в плавательном механизме P. conussoidale (pyramidale).

P. conussoidale может быть дана следующая характеристика: P. conussoidale — среднего размера, имеет высокий шлем, варирующий между формой острого и тупого конуса, откуда проистекает и данное ему название; султан у взрослых пилидиев короткий, ясно выражена асимметрия в строении лопастей — передняя и задняя лопасти простые и неравного размера — передняя короче и уже задней. Боковые лопасти смещены кпереди от вертикали, проведенной из центра апикального органа, и скошены своими вершинами вперед.

Перехожу к P. gyrans — в планктоне попадается чаще всего, что, помимо его частоты, объясняется также тем, что этот пилидий крупный: длина пилидия, изображенного на фиг. 10, равна 546 μ; размер линии, связывающей центр теменной пластинки с вершиной боковых лопастей, — 420 μ.

Шлем низкий, хотя может довольно сильно варьировать: у некоторых P. gyrans шлем особенно низкий и у таких форм одновременно огромные боковые лопасти, почти, или вполне, симметричные, и очень слабо развитые передняя



Фиг. 8

Фиг. 9

Фиг. 10

Фиг. 11

Фиг. 12

(Подписи под фиг. 8—12 на обороте)

Фиг. 8. Микрофотография Pilidium magnum в фиксированном состоянии. Внутри пилидия виден зачаток молодой немертины с хвостиком. У Pilidium magnum огромные боковые лопасти, передняя и задняя трехлопастные и равного размера. Высокий шлем, султан теменного органа среднего размера. Увеличение после репродукции — 50 раз. *т. ч. зар.* — туловищная часть зародыша; *г. ч. зар.* — головная часть зародыша. Обозначения, как на прочих рисунках

Фиг. 9. Микрофотографии Pilidium conussoidale (pyramidale) из планктона, во время метаморфоза: *а* — сбоку; *б* — спереди. Видны характерные особенности этого типа пилидиев — высокий шлем, несильное развитие лопастей, мощный нервный узел теменного органа и др. (см. текст). Обозначения, как на прочих таблицах

Фиг. 10. Микрофотография Pilidium gyrans из планктона. Характерное для этой формы пилидия развитие лопастей ясно видно (см. объяснения к рис. 8, *г*). Обозначения те же, что на прочих рисунках

Фиг. 11. Микрофотографии Pilidium gyrans: *а* — пилидий, у которого не видно начало метаморфоза, хотя по его размерам и законченности внешних форм время для наступления метаморфоза уже прошло. Характерные для Pilidium gyrans признаки ясно видны: *б* — Pilidium gyrans с немертиной внутри, во время фиксации вывернувшийся передней и задней лопастями на сторону шлема, что всегда наступает у P. gyrans при сколько-нибудь неосторожной фиксации. Обозначения на рис. *а* и *б* — те же, что и на прочих рисунках

Фиг. 12. Микрофотографии Pilidium auriculatum из планктона: *а* — сбоку и отчасти снизу; *б* — сверху. Видны характерные особенности строения Pilidium auriculatum: низкий шлем с небольшим теменным органом, широкие передняя и задняя лопасти, узкие и отогнутые назад боковые. В обоих пилидиях заключены молодые немертины — без хвостика, что указывает на принадлежность этих пилидиев к группе Amicrurae: *з. к. т. зар.* — задний конец тела зародыша. Прочие обозначения те же, что и на прочих рисунках

Все микрофотографии сделаны при увеличении ок. 8 периплан., об. 4б, кроме фиг. 7, снятой при увел. ок. 8 периплан., об. 5. Прирепродукции увеличения фиг. 5, 9, 10, 11, 12 —в 100 раз, фиг. 8 — в 50 раз

и задняя лопасти. Быть может, речь идет о двух формах P. gyrans, может быть, о вариациях того же типа. У меня представители обеих форм даны на фиг. 7, *в* и *г*. Форму, изображенную на фиг. 7, *в*, видел и И. Мюллер, изобразив ее на своей фиг. 8 (1854).

В типичном случае передняя и задняя лопасти хорошо развиты и притом в смысле обратном P. conussoidale: передняя длиннее и более мощно развита, чем задняя. Боковые лопасти несколько сильнее развиты, чем у P. conussoidale, округлы и слегка смещены кзади. В своем первоначальном сообщении я говорил об их симметрии. Это оказалось, при более тщательном изучении материала, не верным: их асимметричное положение, сдвигание кзади, выражено не столь резко, как у P. auriculatum, но, несомненно, имеется, кроме атипичного случая, изображенного на фиг. 7, *в*, смысл которого мне еще пока не ясен.

Смещение кзади боковых лопастей у P. gyrans имеет то же значение, что и их смещение кпереди у P. conussoidale, тем самым достигается положение центра тяжести на той же отвесной линии, опущенной из теменного органа. Очевидно, сохранение центра тяжести на той же вертикали имеет значение в механизме плавания пилидиев — при плавании пилидии часто поворачиваются султаном вперед, и для равномерного поступательного движения требуется, очевидно, уравновешивание механизмов, действующих по обе стороны от указанной вертикали, для того чтобы поступательное движение пилидия вперед могло наиболее надежно осуществляться.

Я находил многократно P. gyrans с немертинами, которые все имели хвостик (фиг. 10). Таким образом, этот пилидий, как и P. magnum и P. conussoidale, относится к группе Micrurae.

P. gyrans получает следующую характеристику: шлем низкий, с довольно большим пределом вариации высоты, пилидий билатерально симметричен. Передняя и задняя лопасти неравного размера — передняя значительно длиннее и сильнее задней. Боковые лопасти довольно велики, округлы и слегка смещены кзади, компенсируя некоторое недоразвитие задней лопасти и сохраняя тем самым положение центра тяжести на той же вертикали. Апикальный орган и султан хорошо развиты — султан, как правило, очень длинный.

Перехожу к последнему из наблюдавшихся мною пилидиев — P. auriculatum. Крупнейший из наблюдавшихся пилидиев (фиг. 12, *б*) имел в длину 504 μ. Форма шлема этого пилидия очень характерна: если шлем P. magnum можно сравнить с колоколом или высокой войлочной шляпой, шлем и общую форму P. conussoidale — с дамской шляпой 10—20-х годов прошлого века, а шлем P. gyrans напоминает головной убор китайцев-крестьян и рыбаков, как он изображается на гравюрах конца XIX в., то P. auriculatum своим уплощенным и четырехугольным шлемом больше всего похож на шляпу испанского монаха — в том виде, как она показана в головном уборе дона Базилио из «Севильского цирюльника». Шлем P. auriculatum невысок, иногда сильно уплощен. Передняя и задняя лопасти двулопастной формы — передняя вырезана спереди, задняя имеет аналогичную вырезку на своем заднем конце. Боковые лопасти узки и отогнуты кзади. На фиг. 7Б, *д* изображен P. auriculatum во время плавания. Вертикальная линия, опущенная из центра апикального органа, проходит впереди от боковых лопастей. Следовательно, у этого пилидия сильнее, чем у какого-либо иного, боковые лопасти смещены кзади.

Нервный центр апикального органа развит слабо, султан ресничек короток.

P. auriculatum будет иметь следующую характеристику: шлем низкий, четырехугольный, теменной орган развит слабо, султан ресничек короток, передняя и задняя лопасти двулопастные-вырезанные по концам, передняя длиннее и шире задней. Боковые лопасти узкие и сильно отогнутые назад. Пилидии довольно крупного размера.

Мы можем, на основании данных морфологических характеристик, предложить следующую определительную таблицу для четырех хорошо известных форм пилидиев:

А. Боковые лопасти широки (I).
Б. Боковые лопасти узки (II).

(I) 1. Пилидий устроен по двусимметричному типу. Боковые лопасти симметричны по отношению к вертикали, крупные, округлые, вершинами направлены вертикально книзу, отвесная линия, проведенная из теменного органа, делит их на равные половины. Передняя и задняя лопасти равного размера и трехлопастные. Размер личинки до 1 мм. P. magnum.

2. Пилидии билатерально-симметричны. Боковые лопасти асимметричны.

а) Боковые лопасти смещены кзади. Передняя лопасть длиннее и сильнее развита, чем задняя. Шлем низкий. Теменной орган большой, султан длинный. P. gyrans.

б) Боковые лопасти смещены кпереди. Передняя лопасть развита слабее задней. Шлем высокий. Султан довольно короток. P. conussoidale.

(II) Боковые лопасти узкие, маленькие, отогнутые назад. Передняя и задняя лопасти двулопастные. Шлем низкий, при рассматривании сверху — четырехугольной формы. Теменной орган небольшой, султан короткий. P. auriculatum.

Эта таблица позволяет определить четыре важнейших формы пилидиев, которые попадают в руки исследователей на морских станциях и экспедиционных судах. Остается пожелать, чтобы на организованной в Дальне-Зеленецкой губе морской биологической станции Всесоюзной Академии Наук и эта группа планктонных личинок подверглась изучению. Немертины имеют большое значение в экономии моря, и их личинки — пилидии — относятся наряду с личинками иглокожих, трохофор и ракообразных к обычнейшим представителям планктона. Питаясь водорослями, пилидии сами представляют добычу для других личинок и взрослых планктонных организмов, и их изучение для всестороннего знакомства с биомассой планктона совершенно необходимо.

6. О типах пилидиев, характерных для Amicrurae и для Micrurae

В своей монографии немертин Бюргер сомневается в том, чтобы Amicrurae могли иметь пилидийный тип развития (1897—1907, стр. 337): «Едва ли подлежит сомнению, что для Lineidae с хвостиком характерно развитие с пилидием. Я полностью склонен принять, что обе подгруппы сем. Lineidae-Amicrurae и Micrurae—различаются их развитием, и именно так, что у первых (у родов Lineus и Euborlasia) возникает дезоровская личинка, в то время как у последних (у родов Micrura, Cerebratulus и Langia) — пилидий. Моей гипотезе противоречит, что у Lineus lacteus образуется пилидий, но я в такой же малой степени, как и Ку, уверен, что речь идет о Lineus. Смешение родов не было ни в одном семействе столь значительным, как у Lineidae».

Выше уже сказано, что в отдельных случаях могли иметь место такие смешения C. lacteus и L. lacteus, но все же мы можем сказать теперь, что Бюргер был неправ. К тому противоречию с его гипотезой, о котором он говорит, мы можем прибавить еще два, показывающих окончательно, что гипотеза не верна.

Сначала о первом новом факте. В конце августа — начале сентября 1929 г. я наблюдал половозрелых животных Euborlasia elisabetae. Эти представители Amicrurae, по Бюргеру, должны были бы иметь способ размножения, близкий Lineus gesserensis-ruber, для которого (до настоящего времени — для единственного вида рода Lineus) описан дезоровский тип развития.

Если бы вид E. elisabethae имел дезоровский тип развития, то яйца его откладывались бы общей массой в яйцевые шнуры, яйца должны были бы быть

крупных размеров (у Lineus gess.-rub. той ее разновидности, которая имеет дезоровское развитие, яйцо имеет 400 μ в диаметре).

Наблюдения над E. elisabethae имеют, таким образом, решающее значение: оказалось, что этот вид откладывает яйца поодиночке, как и все виды с свободным личиночным развитием, и размер его яиц примерно тот же, как у всех Heteronemertini с пилидийным типом развития — в среднем 145 μ в диаметре. Оба факта говорят о том, что E. elisabethae имеет не дезоровское развитие, а свободное личиночное.

Второй факт непосредственно показывает, что Amicrurae могут иметь пилидийный тип развития: как уже отмечено выше, я имею двух пилидиев формы P. auriculatum, у которых внутри пилидия находятся вполне сформированные немертины, которые в обоих случаях относятся к типу Amicrurae. Этот факт прямым путем и окончательно опровергает гипотезу Бюргера и утверждает обратно ему, что Amicrurae имеют, кроме дезоровского, и пилидийный тип (фиг. 12*а, б*).

Но можно пойти несколько дальше и отметить факт, на который Бюргер не указывал без всяких к тому оснований, а именно то обстоятельство, что до настоящего времени дезоровский тип найден только у единственного вида рода Lineus—Lineus gesserensis-ruber, живущего в приливо-отливной зоне, и весь дезоровский тип развития представляет приспособление к этим новым условиям существования червя. Предки Lineus gesserensis-ruber жили, надо думать, как и громадное большинство Heteronemertini, в открытом море и имели пилидийный тип развития, и только с переселением в приливо-отливную зону у вида, который смог приспособиться к этим новым условиям, появился и новый тип эмбриональных приспособлений — дезоровское развитие.

В этом случае мы имеем нагляднейший пример того, что приспособление к новой среде нередко влечет за собой изменения в типе развития: у Lineus gesserensis-ruber мною найден второй тип развития, представляющий дальнейший этап приспособления к приливо-отливной зоне. В нем вторично появилась личинка, но не свободная, а заключенная в коконе. В этом вторичном личиночном типе развития, с личиночным питанием и более сильным развитием, чем в дезоровском типе личиночных органов, питание осуществляется за счет гибнущих яиц (Шмидт, 1929, 1932, 1934). Этот факт показывает неосновательность утверждения Бюргера, который был готов приписать всем видам родов Lineus и Euborlasia дезоровский тип развития, независимо от их условий обитания. Неосновательность этого предположения особенно ясна, когда речь идет о формах не прибрежных, как, например, Euborlasia elisabetae.

Приведенное высказывание Бюргера отражает его взгляды на соотношение типов развития у Heteronemertini: он считает, что не дезоровский тип развился из пилидийного, а, наоборот, пилидийный из дезоровского (1897—1907, 337). Вопрос о соотношении этих типов развития мною разобран в другом месте (1936). Отмечу кратко, что многое говорит в пользу того, что исходным типом развития в группе Heteronemertini был пилидийный. Это видно и из того факта, что пилидийный тип имеется почти у всех видов Heteronemertini, за исключением, сколько мы знаем, пока одного единственного вида Lineus gesserensis-ruber. Это видно также из сравнительного изучения обоих типов развития — ярко выраженная билатеральная симметрия, констатируемая в расположении зародышевых дисков, могла развиться только у такой личиночной формы, которая имела ярко выраженную билатеральную симметрию, что мы и имеем у пилидия. Наоборот, кругловатая дезоровская личинка, не имеющая никаких лопастей и шнуров, в которой

билатеральную симметрию можно констатировать только по расположению зародышевых дисков, естественно, получила это билатерально-симметричное расположение дисков от форм, которые во всей своей организации были построены по билатерально-симметричному типу.

Было бы интересно установить у ряда представителей рода Lineus, какой тип развития для них характерен, чтобы решить окончательно вопрос, имеется ли дезоровское развитие еще у какого-нибудь вида рода Lineus, или оно характерно только для вида Lineus gesserensis-ruber.

Итак, мы можем констатировать, что форма P. auriculatum характерна для группы Amicrurae, в то время как форма P. magnum, P. gyrans, P. conussoidale относится к Micrurae.

Этот основной вывод показывает путь для дальнейшей работы — следует, с одной стороны, выяснить, отличны ли чем-либо пилидии родов Lineus и Euborlasia, и, с другой — установить, какие формы пилидиев типичны для родов Langia и Micrura.

Из нашего исследования стало вероятным, что форма P. conussoidale характерна для рода Cerebratulus, и возможно, что вне этого рода она нигде не встречается, чем, может быть, объясняется то обстоятельство, что впервые эта форма была открыта в Средиземном и Черном морях, где водится особенно большое количество видов рода Cerebratulus.

С другой стороны, редкость находок P. magnum в планктоне говорит в пользу предположения, что эта форма может быть свойственна роду Langia, не очень богатому ни видами, ни особями.

И, наконец, большая частота P. gyrans делает вероятным, что прав был И. Мюллер, считавший эту форму принадлежащей роду Micrura.

Разумеется, вопрос об этом соотношении важнейших форм пилидия и систематических подразделений группы Heteronemertini представляет пока лишь рабочую гипотезу, которая только частично подтверждена фактами, изложенными в этой работе.

Свое окончательное разрешение она найдет в дальнейших работах как над планктонными пилидиями, так и над выведением пилидиев из искусственно осемененных яиц. При их выкармливании возможно определить систематическое положение молодых немертин, путь к чему показан настоящей работой.

Выводы

Пилидии Cerebratulus pantherinus и C. marginatus имеют одинаковый морфологический тип. Признаки этого типа следующие: не длинный султан, высокий шлем, задняя лопасть развита сильнее передней, боковые лопасти смещены кпереди. Из описанных форм этот пилидий ближе всего к типу P. pyramidale, описанному О. Бюргером (1895 и 1897—1907), который следует назвать P. conussoidale. Это название отражает одну из характерных особенностей этой формы пилидия — высокий, конический шлем.

Доведение до метаморфоза пилидиев, развившихся из яиц Cerebratulus pantherinus и Cerebratulus marginatus, удается с помощью кормления их мельчайшими диатомовыми водорослями. Полноценное развитие пилидиев возможно в сравнительно узких температурных границах. В этих границах повышение температуры ускоряет наступление метафорфоза.

Последовательность развития зародышевых дисков у пилидиев Cerebratulus pantherinus и C. marginatus такова: сначала возникают головные зародышевые диски, затем туловищные, далее почти одновременно диски хобота и церебральных органов и позднее всего спинной диск.

Описание четырех хорошо известных форм пилидиев, данное Бюргером, недостаточно прежде всего потому, что Бюргер не уделил внимания соотношению в размерах передней, задней и боковых лопастей, описывая, и притом в большинстве случаев неудовлетворительно, строение только боковых лопастей.

Из четырех форм пилидиев Неаполитанского залива чаще всего встречается форма P. gyrans, затем P. conussoidale (—pyramidale), далее P. magnum и реже всего P. auriculatum.

P. magnum характеризуется высоким шлемом, коротким султаном ресниц и симметричным развитием лопастей — передняя и задняя его лопасти, в отличие от других пилидиев, имеют трехлопастное строение и равного размера, боковые лопасти очень велики и направлены вершиной вертикально книзу.

P. conussoidale (—pyramidale) характеризуется высоким шлемом, султаном небольшого размера и следующим строением лопастей: передняя и задняя лопасти простого строения, задняя развита сильнее передней, боковые лопасти смещены кпереди. Нервный аппарат теменного органа большой.

P. gyrans имеет низкий шлем, очень длинный султан, с большим нервным центром апикального органа, его передняя лопасть значительно больше задней, боковые лопасти слегка сдвинуты кзади.

P. auriculatum имеет низкий шлем четырехугольной формы, с двулопастными передней и задней лопастями, из которых большего размера передняя. Нервный центр апикального органа небольшого размера, султан короткий. Боковые лопасти узкие и отогнуты кзади.

Первые три формы пилидиев — P. magnum, conussoidale (pyramidale), gyrans — имеют всегда молодых немертин с хвостиком, что указывает на то, что эти формы свойственны родам Micrurae — Langia, Cerebratulus, Micrura. На основании наблюдений над пилидиями C. pantherinus и C. marginatus становится вероятным, что форма P. conussoidale свойственна роду Cerebratulus. Можно думать, судя по широкой распространенности рода Micrura, что форма P. gyrans свойственна этому роду, на что указывает и одно старое наблюдение И. Мюллера, определившего немертину из пилидия как Micrura viridis. Редкое нахождение P. magnum говорит в пользу принадлежности этой формы небогатому представителями роду Langia. Эти указания следует проверить в дальнейших работах с немертинами.

P. auriculatum во всех наблюденных случаях имел немертин без хвостика, что говорит о принадлежности этой формы родам Lineus и Euborlasia.

ЛИТЕРАТУРА

1. Шмидт Г. А., Пилидии Cerebratulus pantherinus и C. marginatus, Русский зоол. журн., т. X, 2, стр. 113—128, 1930.
2. Шмидт Г. А., Закономерности смены типов эмбриональных приспособлений, Б. Ж., т. V, 4, 1936.
3. Bürger O., Studien zu einer Revision der Entwicklungsgeschichte der Nemertinen, Ber. Nat. Ges. Freiburg, Bd. 8, S. 111—142, 1894.
4. Bürger O., Die Nemertinen des Golfes von Neapel, Fauna u. Flora des Golfes von Neapel, Bd. 22, S. 743, 1895.
5. Bürger O., Nemertini, Bronn's Klassen und Ordnungen, Bd. 4, Supplement, 1897—1907.
6. Bütschli O., Einige Bemerkungen zur Metamorphose des Pilidiums, Arch. Natur., Bd. 39, p. 276—283, T. 12, Fig. 1—9, 1873.
7. Coe Wesley R., Development of the Pilidium of certain Nemerteans, Transactions of the Connecticut Academy, vol. 10, p. 235—262, 1899.
8. Delage Yves, Elevage de larves parthénogénétiques jusqu'à la forme parfaite, Arch. zool. expér. et génér., Sér. IV, t. 7, 1908.
9. Fewkes Walter, On the development of certain forms of larvae, Bul. Mus. Harvard Coll., 2, p. 167—208, 1883.
10. Gegenbaur C., Bemerkungen über Pilidium gyrans etc., Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 5, S. 344—352, 1854.
11. Hempelmann F., Zur Naturgeschichte von Nereis dumerilii Aud. et Edw., Zoologica, Bd. 25, Lief. 1, H. 62, 1911.
12. Hubrecht A. A., Zur Embryologie der Nemertinen, Zool. Anz., Bd. 8, S. 470—472, 1885.
13. Just E. E., On Rearing Sexually Mature Platinereis megalops from Eggs, The Amer. Naturalist, v. 56, № 646, p. 471—478, 1922.
14. Krohn A., Über Pilidium und Actinotrocha, Arch. f. Anatomie, Physiologie und wissenschaftliche Medicin, p. 289—298, 1888.
15. Leuckart R. u. Pagenstecher A., Untersuchungen über niedere Seetiere, Müller's Arch. f. Anat., Phys., p. 569—588, t. 19, 1858.

16. Lo Bianco Salvatore, Notizie biologiche riguardanti specialmente il periodo di maturita sessuale degli animali del golfo di Napoli, Mitteilungen a. d. zoologischen Station zu Neapel, Bd. 19, H. 4, 1909.
17. Metschnikoff El., Studien über die Entwicklung der Echinodermen und Nemertinen, Mém. Acad. St.-Pétersburg, t. 14, № 8, 1879.
18. Metschnikoff El., Vergleichend embryologische Studien über die Gastrula einiger Metazoen, Zeit. wiss. Zool., Bd. 37, T. 19—20, p. 286—313, 1882.
19. Müller Johann, Über einige neue Tierformen der Nordsee, Arch. Anat. Phys., S. 157—160, Taf. 7, Fig. 1—4, 1847.
20. Müller Johann, Über verschiedene Formen von Seetieren, Arch. Anat. Phys., S. 69—98, 1854.
21. Salensky W., Bau und Metamorphose des Pilidium, Ztschr. wiss. Zool., 43, T. 18—19, S. 481—511, 1886.
22. Salensky W., Über die Morphogenese der Nemertinen, Entwicklungsgeschichte der Nemertine im Inneren des Pilidiums, St.-Petersburg, sér. 8, vol. 30, 1912.
23. Schmidt G. A., Pilidien von Cerebratulus pantherinus und C. marginatus, Arch. Zool. It., vol. 16, p. 831—837, 1931.
24. Schmidt G. A., Ein zweiter Entwicklungstypus von Lineus gesser. ruber, Zoologische Jahrbücher A. f. A., Bd. 58, t. 5, 4, 1934.
25. Wilson Charles B., Activitiei of mesenchyme in certain larvae 1898.
25a. Wilson Charles, The habits and early development of Cerebratulus lacteus (Verrill), Q. I. M. Sc., 43, 1899.
26. Wilson E. B., An new form of Pilidium, Stud. Biol. Labor. I. Hopkins, Univ. Baltimore, 2, p. 341—345, 1882.
27. Yatsu S., Experiments on the development of eggs fragments in Cerebratulus, Biol. Bull., 1904.
28. Zeleny, Experiments on the localization of developmental factors in the Nemertine egg, Journ. exp. Zool., v. 1, 1904.

G. A. SCHMIDT, STUDIES ON THE COMPARATIVE EMBRYOLOGY OF NEMERTEANS

SUMMARY

The pilidia of Cerebratulus pantherinus and C. marginatus are of the same morphological type. The special characteristics of this type are: a short apical tuft of cilia, a high helmet, posterior lobe more developed than the anterior, lateral lobes situated nearer the front. Of forms already described these pilidia most closely resemble the Pilidium pyramidale type described by O. Bürger (1895 and 1897—1907), which should be called Pilidium conussoidale, as reflecting one of the characteristic peculiarities of this type of pilidium, the high, cone-like helmet.

It was found possible to rear pilidia from eggs of Cerebratulus pantherinus and C. marginatus by keeping the pilidia in cultures with minute diatom algae as food. Normal development of the pilidia is possible only within narrow temperature limits (15—22° C), within which limits the higher the temperature the sooner metamorphosis commences.

The order of development of the embryonic disks of the pilidia of C. pantherinus and C. marginatus is as follows: first to be formed are the cephalic embryonic disks; next the body disks (after 3—4 days at an atmospheric temperature of 17° C); then almost simultaneously, the disks of the proboscis and cerebral organs; and, lastly, the dorsal disk.

The description of the four well-known pilidia given by Bürger is inadequate, first of all, because Bürger did not accord any attention to the comparative size of the anterior, posterior, and lateral lobes, describing the structure only of the lateral lobes and these in most cases unsatisfactorily.

Of the four forms of pilidia found in the Bay of Naples the most commonly encountered is Pilidium gyrans, next P. conussoidale (pyramidale), then P. magnum, and most rarely P. auriculatum.

Pilidium magnum is characterized by a high helmet, a comparatively short tuft of cilia, and symmetrical development of the lobes. The anterior

and posterior lobes differ from those of other pilidia in that they have a tripartite structure and are of identical size, while the lateral lobes are exceptionally large and their tips are pointed vertically downward.

Pilidum conussoidale (pyramidale) is characterized by a high helmet, a small tuft, and the following structure of the lobes: the anterior and posterior lobes are of simple structure, the posterior being more developed; the lateral lobes are situated nearer the front. The nerve apparatus of the apical organ is large. Pilidium gyrans has a low helmet, an exceptionally long tuft, and a large nerve center of the apical organ. The anterior and posterior lobes are of simple structure, the anterior lobe being considerably the larger; the lateral lobes are situated slightly nearer the back.

Pilidium auriculatum has a low, square-shaped helmet and bipartite anterior and posterior lobes. The lateral lobes are narrow and bent backward. The nerve center of the apical organ is small, the tuft short.

The first three forms of pilidia — P. magnum, P. conussoidale, and P. gyrans — always have young, caudate nemertines, which shows that these forms belong to the genera Micrura, Cerebratulus, and Langia. From our observations of the pilidia of Cerebratulus pantherinus and C. marginatus it seems probable that Pilidium conussoidale belongs to the genus Cerebratulus. Presumably, judging by the wide distribution of the genus Micrura, Pilidium gyrans belongs to this genus, as is indicated likewise by an earlier study by I. Müller, who classified a nemertine from Pilidium gyrans as Micrura viridis. The fact that Pilidium magnum is rarely encountered indicates that this form may belong to the genus Langia, which is poor in number of representatives. All these suppositions need to be confirmed by further work with nemertines.

Pilidium auriculatum in all observed cases had ecaudate nemertines, which indicates that this form belongs to the genera Lineus and Euborlasia (Amicrurae).
